



1000

# STUDIA MENDELIANA

AD CENTESIMUM DIEM NATALEM  
GREGORII MENDELII  
A GRATA PATRIA CELEBRANDUM

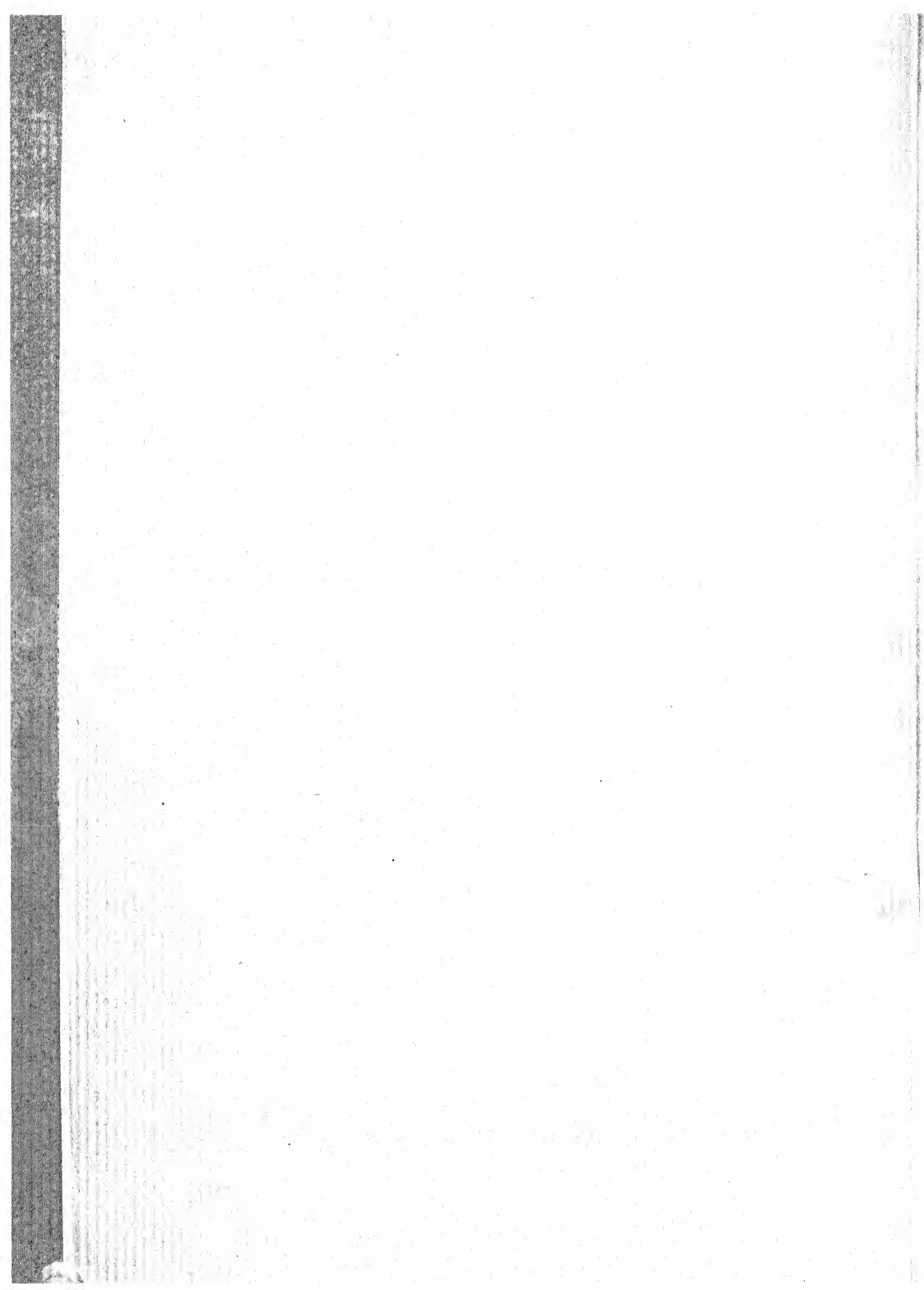
ADIUVANTE MINISTERIO PRAGENSI EDITA.

BRUNAE 1923.

APUD »TYPOS«.

33410





Cum anno 1866 in exilibus libellis Societatis, cui nomen est „Naturforschender Verein in Brunn“, parvum scriptum Gregorii Mendelii, professoris Brunensis, publici iuris factum esset, thesaurus ille ut toto orbe terrarum ita in patria neglectus est. Triginta demum quinque annis post gloria viri et doctissimi et modestissimi subito eluxit. Opus eius et nomen in omnes terras et gentes divulgatum est, ut patria magno suo gauderet alumno, quocum simul commemorabatur. Anno 1910 prope aedem et hortum, ubi Mendel naturae studuerat, in loco publico, qui tum ab eo nomen accepit, signum eius marmoreum a Theodoro Charlemont artifice nobilissimo exsculptum constitutum est.

Ut memoriam laboris indefessi Mendelii labore colerent, anno 1911 et patriae et exterarum terrarum viri docti opera consociata alterum volumen illud Mendelianum ediderunt, quod meliore fortuna usum quam prius illud, a quo exordium sumpsimus, saepissime in libris hominum doctorum allatum est.

Tristes anni secuti sunt, quibus bellum et odium dominabantur. Cum antea nemo dubitaret, quin memoria viri summo ingenio praediti ab omnibus gentibus colenda esset, eo tempore etiam homines docti amicorum et hostium litteras discernebant. Quo maiori gaudio est, quod Mendelii nomine mira quasi res facta est, ut ad centesimum eius diem natalem celebrandum omnium fere gentium viri docti Brunam convenerunt. Primum inde ab initio belli omnium populorum homines litterarum studiosi amicitia ante statuam Mendelii coniuncti erant.

Ac profecto, cum eodem die vesperi duae gentes, quae Mendelii patriam incolunt, in honorem eius nobili certamine opera musica, quae optima habent, spectanda proponerent, iis qui in theatro intenti audiebant sperare licebat futurum esse, ut ipsis litteris omnes populi vere inter se coniungerentur. Iterum sollemnibus peractis memoriam Mendelii labore celebrare constituimus. Gratias igitur agimus quam maximas viris doctis, qui operam impenderunt huic volumini Mendeliano tertio, quo ut augeatur opus a Gregorio Mendelio nostrate incohatum optamus.

Dabamus Brunae mense Nov. a. 1923.

Hugo Itlis.

# Progress in *Crepis* Investigations.

By **E. B. Babcock, J. L. Collins** and **Margaret Mann.**

University of California, U. S. A.

---

The Genetics Division of the California Agricultural Experiment Station has under way an extensive investigation of the genus, *Crepis*. This group of between 100 and 200 species is of the Tribe, Cichoreae in the Family, Compositae, and is closely related to *Hieracium*, *Lactuca* and *Taraxacum*. Many of the species are polymorphous and some of the most variable ones have been found to have very low chromosome numbers; for example, *Crepis capillaris* (L) Wallr., which has only three pairs of chromosomes.

Genetic analysis of several of these low numbered species is now under way. The most comprehensive breeding experiments are with *C. capillaris*, in which the inheritance of the following characters is being studied: leaf characters such as length and width, dissection of blade, number of lobes, shape of lobes, depth of lobing and degree of green coloration; habit characters such as erect, spreading, procumbent, single stem, many stems, tall stature, dwarf stature; partial and complete albinism; inflorescence characters such as catacorolla, tubular ligule, laciniate ligule; pubescence on plumule, on leaf midrib, on involucre, etc. Some of these characters have already been proved to be inherited according to Mendelian rules and evidence of linkage is beginning to appear.

Morgan has suggested the critical importance of testing the inheritance of specific characters in interspecific hybrids, but thus far no fertile interspecific hybrids have been produced in *Drosophila*. The genus *Crepis* appears to be promising material with which to make this critical test inasmuch as partially fertile F<sub>1</sub> hybrids have already been obtained from two different crosses between distinct species.

The cross of *Crepis setosa* Hall. ♀ × *C. capillaris* ♂ produces vigorous, highly sterile hybrids, but some achenes have

been obtained by back crossing to both parent species and by selffertilization. These  $F_1$  plants show a preponderance of the *setosa* characters, but the fruits are beakless so that in this respect the *capillaris* species is dominant.

The chromosomes of these species and the hybrid are exceedingly interesting. In *C. setosa*  $2N = 8$ , in *C. capillaris*  $2N = 6$  and in the hybrid  $2N = 7$ . So distinct is the morphological individuality of the chromosomes in these species that, without question, three of the seven in the hybrid diploint can be identified. A very short one and a long one bearing an appendage came from *setosa*, while the longest one came from *capillaris*. The same seriation of chromosome sizes is found in both somatic and germinal cells. None of them are homologous, three having been derived from *capillaris* and four from *setosa*. Consequently, it is of interest from the point of view of individuality, that, although three are of approximately the same size, no true pairing occurs. In the first pollen tetrad division the chromosomes are distributed more or less irregularly and nuclear vesicles of sizes corresponding to the number of chromosomes are formed. The cytoplasmic divisions usually give rise to the normal tetrad, although about 12% result in two, 19% in three, 1.4% in five and 0.7% in six cells. The chromosome numbers of the  $F_2$  seedlings will throw light on the type of distribution of chromosomes which makes achene development possible.

The cross of *C. setosa* Hall. ♀ × *C. biennis* L. ♂ results in a hybrid showing almost none of the *setosa* characters. Although highly self sterile, a few selfed achenes have been produced, while back crossing with *biennis* pollen gives many apparently good seeds. *C. biennis* is a biennial while *C. setosa* is an annual plant and the hybrid behaves like *setosa* in this one respect. However, it is possible to propagate the  $F_1$  hybrids vegetatively which is a great advantage.

Chromosome studies of these species and the hybrid have given very interesting results. *C. biennis* has twenty pairs of chromosomes and *setosa* has four. The species hybrid has twenty four chromosomes as the diploid number. The cytoplasmic divisions of the pollen cells result in normal looking tetrads. Observations on temporary preparations show that parasynapsis occurs and that chromosome distribution in the maturation divisions is almost, if not quite, normal. Our observations of the chromo-

somes during spermatogenesis are not yet completed. The occurrence of parasynapsis may indicate that more than one pair of homologues exist in the *C. biennis* chromosome group, and this may be taken as evidence of increase in chromosome number and species formation by non-disjunction.

All attempts to produce mature hybrids between *C. capillaris* and *C. tectorum* have failed thus far. The seeds will germinate but the seedlings will not develop beyond the cotyledon stage.

These experimental studies furnish some evidence as to taxonomic relations and genetic similarities between the species studied. The *capillaris*, *tectorum* and *biennis* species have been generally placed together in the *Eucrepis* section of the genus because of absence of a beak on the achene and other similarities, while *setosa* is found in the *Barkhausia* section because of its pronounced beak, etc. Judged upon the basis of ease of hybridization, the two species *capillaris* and *setosa* appear to be more closely related genetically than do *capillaris* and *tectorum*.

Our cytological studies have already begun to throw considerable light on the problem of taxonomic relations between distinct species of *Crepis*. For example, we find no consistent relation between chromosome numbers and Boissier's classification. Among the species in his *Eucrepis* section we find the following haploid numbers: 3, 4, 5, 6, 8 and 20; in his *Barkhausia* section 4 and 5 and in his *Gatyna* section, 4. From a cytological point of view one might group such species as *alpina*, *sibirica*, *aurea*, *foetida* and *rubra* together instead of separating them into different sections of the genus as the chromosome groups are very similar. In the *Barkhausia* section *neglecta*, *taraxacifolia* and *setosa* show certain cytological affinities while *rubra* and *foetida* stand apart. Our two representatives of the *Gatyna* section, *dioscoridis* and *aspera*, have rather similar chromosome groups which resemble that of *taraxacifolia*. An extended report on our studies of the chromosomes in *Crepis* will be made later.

Cytological criteria have already proved useful from a taxonomic point of view. Material received as *parviflora* had chromosome groups identical with our *neglecta*; material which came as *rigida* had the same type and number of chromosomes

as our *sibirica*, and achenes accessioned as *leontodontoides* proved to be cytologically identical with *tectorum*. The taxonomic characteristics were identical in each case. Such criteria are generally possible in taxonomy only when a small number of chromosomes characterizes a genus; however, in this particular case, the method has proved of use in another way. Among our accessions, four proved to belong to genera other than *Crepis*. The cytological criterion showed them to differ rather markedly both in size and numerical relations from the usual *Crepis* types.

---



# Note on the nature of plant-chimaeras.

By **W. Bateson.**

The John Innes Horticultural Institution Merton, Surrey.

---

With Plate II.

---

Since Baur first pointed out the interest of the subject, plant-chimaeras have attracted the general attention of geneticists. We are agreed that in the chimaera we find commonly if not always a mosaic of parts differing not only in their visible characters but in their genetical properties also. Whether the segregation which results in this collocation of genetically distinct parts is determined in embryonic divisions or at some other stage before or subsequent to them we cannot say, but the consequence is that the plant-chimaera is a mosaic of two or more parts which behave genetically as if they were distinct organisms. As Baur showed, when the distribution of the two is of the periclinal kind, the one forming the core, the other the outside including the subepidermal layer, the germ cells have the properties of that which provides the outside. When the distribution is sectorial, the inheritance is irregular and the mixture which results can be regarded as consisting of contributions from both ingredient members.

Upon this simple foundation many complexities ensue which have been only partially elucidated. When for example the ingredients of the sectorial chimaera are finely divided, the intimate mixture may breed with much constancy as if it were an individual genetic whole, as for example may be seen in a race of *Primula sinensis* formerly largely grown by Messrs. Sutton, which rarely gave any self-coloured plants. Similar examples occur in *Antirrhinum* and *Mirabilis*, and when Mendelian analyses were first attempted, the interpretation of these mosaic plants was a matter of much difficulty, and many mistakes were made. From analogy with animals the mosaic was regarded as a recessive to the self-colour, as the Dutch Rabbit is. In general it might breed true, or throw also the pure recessive, which is consistent.

with that representation; but difficulty arose inasmuch as even fine mosaics might occasionally throw the dominant self-colour.

The analogy with animals is however probably inadmissible. Animals mosaic in sex and in characters dependent on sex are well known, but as to other real chimaeras in animals there is little certain warrant. For a plant with a parti-coloured flower to breed true like the Dutch Rabbit, the parti-colouring must be arranged in a definite and consistent pattern, as that of a picotee carnation is. Such a parti-colouring distributed on a regular geometrical plan, can breed true; but when the same colours are grouped in a disorderly way, as those of the bizarre carnations are, they are liable to throw self-coloured dominants.

In terms of presence-and-absence the facts are readily expressed, and though we cannot yet define the geometrical distinction between the two classes of patterns, we can generally recognize it.

In the intimate mosaic the gametes transmitting the mosaicism must be regarded as themselves mosaic, containing less than the whole of either factor. Such gametes can enter into heterozygous combination with gametes bearing either of the self-colours (whether dominant or recessive). That this is a correct representation is not doubtful, though we have as yet no clear conception of the cytological process involved.

Mosaicism may be of many degrees of coarseness or fineness, according to the special type or character concerned. Whether somatic cells may be themselves mosaic is uncertain, but not rarely small groups of cells, or even single cells may show one or other of the characters and be surrounded with other cells bearing the opposite. When from mosaics larger parts arise, wholly of one or other character, we have no difficulty in supposing that the growing point, or other original rudiment (Anlage) from which they were developed was such a cell possessing the character in its integrity.

It must not be expected that germ cells derived from the several parts will be true to their character, since (1) these parts may be heterozygous in respect of the mosaic condition; and (2) the underlying germ cells need not necessarily have arisen from the same rudiment as the somatic part in which they occur.

In the main this method of representation is a sound guide. The fact that the offspring of self-fertilised periclinals reproduce

the characters of the sub-epidermal layer, whether white or green respectively, has been now frequently confirmed, and has been often witnessed in the work of this Institution on plants of various kinds.

In an important paper Noack\*), from microscopical examination of the processes of growth, has been led to question Baur's view. Both outer and inner parts, according to his observations, are formed by differentiation from the same sub-epidermal cells. The distinction between the two is not determined once for all, but is a continually recurring process. How the observations of Noack are to be reconciled with the fact that the genetical properties of the plant are with much consistency those of the sub-epidermal layer is as yet unknown.

In our experience with these periclinal chimaeras we have, in three several varieties of Zonal Pelargoniums, seen an occurrence which must be taken into consideration in further attempts to interpret the phenomena. Caroline Schmidt is a well known zonal, with crimson-red double flowers; and with foliage white-over-green, scarcely distinguishable from that of the type used by Baur in his original experiment. Like most periclinals this variety is liable to throw up shoots, presumably from the core, in this case wholly green. Our expectation would be that these shoots would remain green in perpetuity. We imagine them coming out clean from the outer coat. Nevertheless a plant propagated from such a green shoot, which planted out in open ground had made much growth, developed white-over-green parts at some height from the ground. These were first noticed as occasional patches of white on leaves like those seen in figure 1., but later, owing obviously to the change involving the apex of a terminal growing point, a whole shoot arose, white-over-green, exactly reproducing the original Caroline Schmidt. This has remained so ever since.

Flower of Spring, a white double-flowered form, behaved in a similar way. This variety is also white-over-green, but is peculiar in the fact that at some stages of growth the white has a greenish tinge. One of the solid green stems which it produced bore from its base the shoot shown in Figure 2. White patches partially over-lying the green are visible in several leaves. The change here has not so far involved the apex of the growing point.

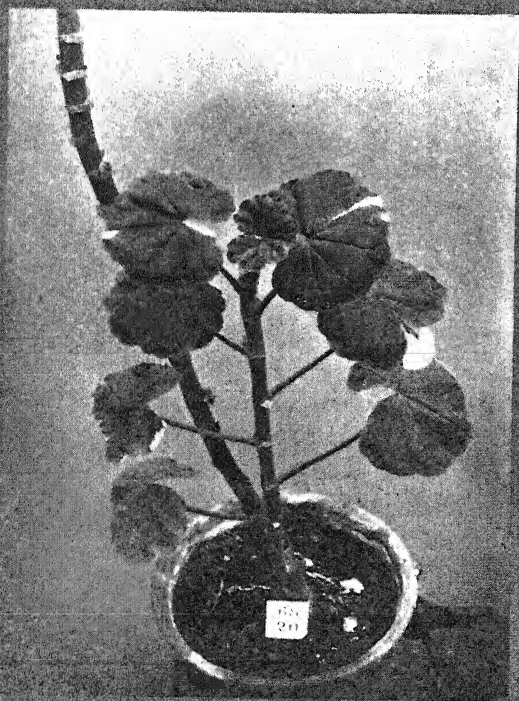
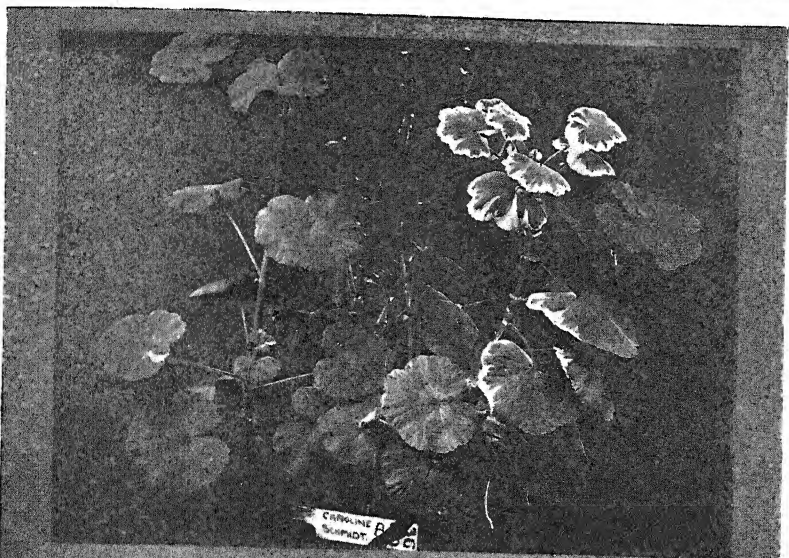
\*) Pringsheim's Jahrb. Wiss. Bot., 61. 1922, p. 459.

Lastly, the same behaviour has been seen in the case of the white-over-green variety, with scarlet single flowers, originally used by Baur in his own experiment. Many years ago he very kindly gave me cuttings of his plants which we have grown and frequently propagated here. The white-over-green form put up green stems from its base, as such plants commonly do, and one of these has produced, again from its own base, a shoot with a white periclinal coat exactly as in the original parent variety. This shoot is in appearance like that shown in Figure 1. but the plant there photographed is somewhat unusual in the fact that the „sport“ in it came high on the plant and not from the base.

When the first of these returns to the periclinal chimaera appeared, we interpreted it as showing that even in the green core there must have been an „island“ of albino tissue which eventually came to the surface. Such an account may be correct; but inasmuch as the return has happened three times in green plants derived from as many distinct varieties, we have then to suppose that islands of albino tissue are in such plants common. Alternatively we may imagine that in *Pelargoniums* of this class loss of green plastids is a frequent possibility; but since green zonals in general are by no means subject to this variation, the liability must be attributed especially to the cores of periclinals, a suggestion which imperils the simplicity of the original interpretation.

## Plate II.

- Fig. 1. Return of white periclinal tissue in green plant derived from the core of Caroline Schmidt.
- Fig. 2. Flower of Spring showing the same phenomenon (the tall stem at the back, from the base of which the young shoot arises, is wholly green).



W. BATESON, Merton, Surrey.





# Příspěvek ku biologii a genetice plnokvětých rostlin.

(A Report of the biology and the genetics of the full blossomed plants.)

Napsal **dr. Artur Brožek** v Praze.

Se 5 tabulkami v textu a tabulkou obrazovou v příloze.

(For summary see pag. 54.)

(1.) Reciprokní křížení čisté račy *Mimulus quinquevulnerus rubinus* Hort. s račou *Mimulus tigrinoides flore pleno* Hort. dalo r. 1919. a 1920. překvapující výsledek: mišence s květy, které měly mosaikovou kresbu petalů, kresbu, v níž zůstaly vedle sebe skombinovány v kresbu sice složitou, ale na pohled jednotnou skvrny obou parentálních typů. Tento druhový mišenec byl autorem popsán (1919) jako mosaikový hybrid v krátkém sdělení (1) pod jménem *M. tigrinoides* Hort., hybrida var. *Paulina*. Týž podobá se velice jak mosaikovou skvrnitostí, tak i proměnlivostí této kresby a řadou jiných vlastností rostlině, pravděpodobně mnohem více mišené, kterou r. 1865. popisuje ve svých zahradních kulturách Vilmorin (3) poa jménem *Mimule cuivrée hybride varié* (*M. cupreus hybridus variegatus* Hort.<sup>1)</sup>) a jejíž květy také kreslí tak, že není podle obrázků nejmenší pochyby o tom, že se i tu jedná o mosaikovou kresbu našich mišených rostlin var. *Paulina*. Obě naše račy *rubinus* i *tigrinoides* patří k velkokvětým druhům zahradním sekce *Eumimulus* Gray a mají své předky pravděpodobně tak jako jiné druhy této zahradní rostliny veruzích divokých, rostoucích po mimotropických oblastech severní i jižní Ameriky (4, 5). Jako druhy *rubinus* a *tigrinoides*, lze i jiné druhy jmenované sekce snadno navzájem křížiti bez újmy plodnosti, jak v F<sub>1</sub>, tak i v dalších generacích. Také trvalá, přísná autogamie v liniích, zdá se, že teprvé až po delší době (v našich kulturách asi až v 8. a 9. roce) vede k zeslabení linií a ku snížení plodnosti, zvláště tyčinek na stupeň povážlivý. Mosaiková kresba mišené rostliny var. *Paulina* je velmi pro-

<sup>1)</sup> S řadou synonym: *M. cupreus tigrinus* Hort.; *M. maculosus* Hort.; *M. par inus* Hort.; *M. tigrinoides* Hort.; *M. hybridus tigrinus* Hort.



měnlivá, jak na květech téže rostliny, tak i na květech rostlin téhož sourozenstva, a jest ve čtyřech vzorech znázorněna na tabulce (viz čís. 9, 10, 11 a 12). Mezi těmito vzory jsou ovšem úplné přechody. Skvrny petalů tvořící na pohled jednotnou kresbu, jsou tu složeny ze dvou složek, z nichž se každá dědí samostatně a pak se kombinuje v kresbu mosaikovou. Jedna složka je skvrna typu *quinquevulnerus*, vejčitá, málo laločnatá, patrná pravidelně s obou stran petalů; má sytější barvu tmavě hnědočervenou. Druhá složka je skvrna typu *tigrinoides*, rozložená pravidelně jen po svrchní (vnitřní) ploše petalu; má barvu světlejší a řidší, a rozpadává se v malé skvrnky, „třepenitá“ na okrajích, anebo v menším rozvoji rozděluje se na množství nepravidelně splývajících, malých skvrnek. Tato složka v minimálním rozsahu bývá stlačena až na kruh drobných teček, anebo jen na narudlý nádech při ústí trubky, na bási petalů, jak jest viděti na květu žlutokvěté, čisté račy fl. pleno (viz na tabulce čís. 5.). Složka *tigrinoidová* může se však také rozkládati i po celém skoro petalu sama (viz tabulku čís. 11.), a může být též provázána jednou, nebo i několika do středu petalu nebo i mimo střed položenými skvrnkami, („očky“), které jsou ovroubeny žlutým kroužkem, a které mohou být vejčité i podlouhlé a zpravidla také jen na vnitřní straně petalu viditelné. Obě složky mosaikové kresby jsou silně proměnlivé v rozmanitých kombinacích, takže v krajních případech zbývá skoro jen jedna nebo druhá. Jsou-li pak obě pohromadě, tu bývají mezi nimi vždy velmi zřetelně zachovány neskvrnité pruhy, žluté plochy petalů („dvůrky“), jak viděti na typické kresbě v tom ohledu na tabulce číslem 12 zobrazené. Kdežto křížením žlutokvětého *tigrinoides* s minimálním rozsahem složky *tigrinoidové* (obr. č. 5. na tabulce) s typem *rubinus*, postrádajícím této složky, se skvrna *tigrinoides* rozšiřuje: zmenšuje se v F<sub>1</sub> naproti tomu na rozsah intermediární složky *quinquevulnerus*, která v parentální račce *rubinus* pokrývá obojstranně celou plochu petalů. Proměnlivost mosaikové kresby je tak veliká, že hylrid *Paulina* mívá často protistojné květy krajně odchylné až do té míry, že na jednom převládá jen složka jedna a na druhém jsou obě v rovnováze, anebo jen druhá (typy v tabulce č. 9. a 11. nebo 12.). Široce otevřená a dlouhá trubka je dole po délce zprohýbaná, nahoře však jen jednoduše sklenutá; bývá hnědě narudlá a má uvnitř řadu malých, rudých skvrnek, postupujících až k bási petalů. Dvojmocné tyčinky a čnělka při-

kládají se pod její plochu po celé její délce, takže trojúhelníkovité lalůčky, na dotek dráždivé blizny staví se do bezprostřední blízkosti prašnickových pouzder. Tyto poměry platí tak pro typ *Paulina*, jako pro raču *rubinus*, anebo jiné rostliny s jednoduchými, normálními květy, takže k autogamii může zde dojít tak snadno, jako ku křížení, které obvyčejně děje se pak prostřednictvím většího hmyzu. Poněkud odchýlné poměry jsou však u květů plných, zvláště v silném stupni plných, kde tyčinky jsou zakryty a kde čnělka s bliznou mnohdy i z trubky poněkud vyčnívá. V takových květech silné plných zpravidla nemůže dojít za obvyčejných podmínek v přírodě ku křížení z důvodů uvedených.

Plný květ u našich téměř žlutokvětých linií *tigrinoides fl. pl.* vzniká na účet *paracorolly*, která pravděpodobně byla v našich kulturách poprvé pozorována, a zvláště v čisté kultuře ve svém maximálním rozvoji. Morfologické zhodnocení této *paracorolly* provedl na našem materiálu *Vilhelm (6)*. Jde tu o duplikaturu koruny z její vnitřní plochy, analogní *paracorolle* narcissů (7) anebo *catacorolle* gloxinie (tu však v duplikatuře vně koruny). *Paracorolla* naší račy skládá se v maximálním rozvoji z 10 plochých, pentlicovitých výrůstků, které přirůstají uvnitř trubky mezi nitkami tyčinek ku koruně úzkou bází; pak ale se zvolna rozšiřují a barevnější plochou se obracejí ku barevnější, vnitřní ploše petalů. Jejich volné konce mívají podobu korunních lístků a někdy dostávají i skvrny petalů. Jejich části spodní zase mívají skvrnky trubku charakterisující. Nikdy nemají prašníků a jsou vždy postaveny přímo za petaly, tudíž do mezer mezi tyčinkami. Tím dán jest také jejich počet v maximálním vývoji: 10. Mezi dvěma hořejšími tyčinkami jsou výrůstky *paracorolly* 4, ježto zde nutno předpokládati nevyvinutou 5. tyčinku, kdežto v ostatních třech mezerách jest jich celkem 6, v každé mezeře totiž 2. V případech velmi vzácných, kdy se některý výrůstek rozdvojí, bylo jich úhrnem pozorováno 11, anebo dokonce i 12. V několika málo květech byl pozorován posléze i srůst dvou i více částí *paracorollárních*, takže se tu vytvořil plochý výrůstek přímo připomínající část *paracorolly* („věnce“) či pakorunky narcissů. Částečné rozdvojení, anebo i srůstání bylo pozorováno ovšem častěji. Naproti tomu byla jak v typech *resurgentních* v  $F_2$ , tak i v plnokvětých liniích pozorována *paracorolla* ve slabším stupni. Tu zanikají v různém pořádku, často i bez ohledu na symetrii květu jednotlivé její části. *Paracorollární*

výrůstky mají v minimálním stupni svého vývoje tvar malých, válcovitých hrbolků mezi tyčinkami, jednoho, nebo i dvou, a teprve silněji vyvinuté výrůstky mají tvar právě popsany. Tudiž počet, rozestavení i velikost částí paracorollárních je tak proměnlivý, že je tu myslitelné tolik rozmanitých kombinací, že je zde ani popisovati nemusíme. V následujícím popisu budeme proto jen stručně vyznačovati počet paracorollárních výrůstků římskými číslicemi (O—XII), k nimž podle okolností bude se vyznačovati počet normálních tyčinek číslicí arabskou (3—5)<sup>2)</sup>.

Plnokvětost, o níž jedná tato práce, je tedy typu paracorollárního. To třeba vytknouti proto, poněvadž se u našich rac vyskytuje ještě druhý typ plnokvětosti, v rostlinstvu též málo rozšířený, totiž typ založený v štěpení tyčinek, jenž jest zajímavým zjevem teratologickým. Tento typ (petalisace tyčinek) dědí se pravděpodobně tak, jako paracorolla (podle předběžných pozorování v našich kulturách), ale zdá se jen, že má poněkud jednodušší zákonitost dědění, jinak ale stejného rázu s dědičností paracorolly. Jisto je však, že tato zvláštní petalisace tyčinek není geneticky stejná s paracorollou koruny, byť měla v ojedinělých případech formy dosti těžce od sebe odlišitelné. Na plnokvěté race *tigrinoides* provází jen ojediněle 5. tyčinku. Tato 5. tyčinka v mediáně květu, která v obyčejných květech bývá nevyvinuta, se pravděpodobně dědí také, neboť byla též u jedné linie fl. pleno konstatována, byť ne ve všech květech téže rostliny, přece však u všech členů linie. Jinak naše plnokvěté race mají jen své 4 normální a dokonale plodné tyčinky. Petalisace tyčinek za to byla častějším úkazem na jiných racech našich kultur (na *rubinus*, *tigrinus-variegatus*, na pelorické formě *tigrinus-variegatus* atd.). Je ovšem zřejmo, že petalisace tyčinek i paracorolla jako samostatné znaky mohou se křížením docela volně kombinovati právě tak, jako kterékoliv jiné znaky vrozené.

Barvy květů jsou celkem dvě. Petaly mají barvy žluté v nejružnějších odstínech; někdy mají i barvu až skoro bílou; skvrny mají buď hnědočervené nebo karminové (magenta). Červené skvrny pochází od anthocyanu, obsaženého ve šťávě buněčné, která jinak je čirá, nebo v mladším pletivu jen slabě nažloutlá; žlut naproti tomu pochází od karotinu, jenž je vázán na vejčité až

<sup>2)</sup> Kde se nevytýká zvláště počet tyčinek číslicí arabskou, tam se rozumí počet normální, t. j. 4 tyčinky.

terčkovité chromoplasty. Barevné rozdíly žluté i červeně jsou založeny zcela určitě též rodově; nebyly však dosud blíže zkoumány v tomto ohledu. Sametový vzhled vnitřní plochy petalů a sytější barvy jsou jako obvyčejně, způsobeny papilovitými buňkami pokožky, kdežto lesk hedvábitý plochy spodní, buňkami pokožky jen mírně vypouklými. Buněčná vrstva mezipokožková je velmi slabá a skládá se z 1 nebo 2 řad silně laločnatých buněk, které mají mezi sebou veliké intercellulární prostory.

Rozdělení skvrn mosaikového míšence var. *Paulina* řídí se zygomorfii květu, a to nanejvýš pro obě komponenty mosaikové kresby. Podobné poměry platí pro *tigrinoides* i *rubinus*, a také jiné naše linie a míšence, ovšem s příslušnými rozdíly podle druhů.

(2.) Plnokvěté (paracorollární) a skoro žlutokvěté naše račy *tigrinoides* fl. pl. byly, jak bude viděti z následujícího, vypěstovány přísnou autogamií a jednosměrnou selekcí v liniích, a to průběhem několika let ze silně mosaikově skvrnitých rostlin s květy normálními a jednoduchými. Tato rostlina, značky T, byla vzata z volné, zahradní kultury do pokusu (r. 1913.) a měla průměrem (podle 8 květů) kresbu, již ukazuje květ mosaikového hybrida z r. 1919, vyobrazený na tabulce čís. 10. a 11., tedy silnou mosaiku. Také trubka jejich květů byla měděně narudlá. Měla měkké, žlaznatě chloupkaté listy, vejčité a mírně kadeřavě zoubkované. Květy měla veliké. Sledujme nyní v letech 1914—1920 vznik plnokvěté račy, posléze úplně žluté, až na stopu *tigrinoidové* složky kolem ústí na bási petalů!

### 1914.

Autogamie<sup>3)</sup> jednoho květu<sup>4)</sup> této T-rostliny vedla r. 1914. ku generaci *Te*, (1—25), v níž mezi 24 sourozenkami bylo nalezeno 21 rostlin, jejichž veškeré květy, pokud byly pozorovány, byly jednoduché, a 3 rostliny, u nichž některé květy, ne všechny, měly mezi normálními tyčinkami paracorollu prostředně silnou. Vzhledem k tomu, že rostlina T měla květy jednoduché (4 + 0), a že i květ autogamiicky sprášený byl jednoduchý (4 + 0), lze pokládati generaci *Te*, (1—25) za *F<sub>2</sub>*, v níž se vykombinovaly jako resurgentní formy rostliny *tigrinoides* fl. pl. Poměr 21 : 3 lze spíše srovnati s ideálním 15 : 1, než s 3 : 1, uvážíme-li absolutní chyby poměrů očekávaných a rozdíly příslušné mezi pozorováním

<sup>3)</sup> Provedená 31. VII. 1913 na květu e (= 5. na hlavní ose).

<sup>4)</sup> Květy hlavní osy značí se malými písmeny podle postupu, v jakém rozkvétaly.

a očekáváním.<sup>5)</sup> Nález tento se zakládá na pozorování celkem 61 květů ze 24 rostlin této řady. Mosaiková kresba květů, jak u jednotlivých rostlin, tak u celé linie byla však silně variabilní; byly tu rostliny s květy téměř beze skvrn, zcela žlutými (jako u rostliny *tigrinoides fl. pl.*; viz tab. č. 1.), anebo jen se skvrnami intermediárními typu *quinquevulnerus* (tab. čís. 9.), anebo s mosaikou z obou složek ve středním i maximálním rozsahu (viz vzory čís. 9.—12. v tabulce). Z této F<sub>2</sub> byly založeny z rostlin *Te*, 16 a *Te*, 17 autogamii jejich květů dvě sesterské, různě silně plnokvěté linie roku následujícího (1915.)

### 1915.

Prvá linie *Te*, 16g, (1—30) vznikla autogamií<sup>6)</sup> květu s paracorollou VI a mosaikovou kresbou poněkud silnější (podle vzorů v tabulce asi č. 9. nebo 10.) z rostliny, která měla také na ostatních květech mosaiku i paracorollu dosti silnou. Linie byla však „částečně“ plnokvětá, vzhledem k tomu, že měla nejen různě silnou paracorollu (u 3 rostlin I—IV, u 9 rostlin V—X) v květech jednotlivých rostlin, a to ještě ne v každém květu téže rostliny, ale že měla též rostliny, v jejichž květech paracorolla nebyla nalezena. Také mosaiková kresba kolísala, jak na rostlině, tak i na členech sourozenstva od květů téměř žlutých (viz vzor v tabulce č. 1. a 3.) až k typům maximálně skvrnitým (v tabulce vzory č. 9.—12.). Veškeré květy rostlin z této linie měly jen 4 normální tyčinky; je u 2 rostlin byl nalezen také květ se 3 a jiný s 5 tyčinkami. Poměr rostlin s květy jednoduchými ku plnokvětým 5:12 nelze ovšem srovnávat ani s 1:1, nebo s 3:1 nebo s 15:1. — Rostlina *Te*, 16g, 22 dala květ<sup>7)</sup> téměř žlutý, s nejmenším stupněm skvrnitosti, ale se silnou paracorollou, jenž zvolen za vzor pro tabulku květů v čís. 1. a 2. Táž rostlina poskytla ještě jiný květ (h), z něhož autogamií byla založena linie plnokvětá příštího roku (1916.). Jiná rostlina této linie *Te*, 16g, 26 dala za vzor květu se silnou paracorollou květ<sup>8)</sup>, jenž jest vyobrazen na tabulce pod číslem 3. a 4. Květ jest také téměř celý žlutý, ale má, na rozdíl od předešlého vzoru tabulky, ještě malou skvrnu typu *quinquevulnerus* na lichém, největším

<sup>5)</sup> Ku 15:1 patří 22,50:1,50 s chybou  $\pm 1,19$  a rozdílem  $\pm 1,50$ ;  
k 3:1 „ 18,00:6,00 „ „  $\pm 2,12$  „ „  $\pm 3,00$ .

<sup>6)</sup> Pokus proveden 27. VIII. 1914 na květu g.

<sup>7)</sup> Květ značky: *Te*, 16g, 22 k'.

<sup>8)</sup> Květ značky: *Te*, 16g, 26i.

petalu (a). Je silně plný (VIII.) a pochází také z rostliny silně plnokvěté (5 + X, 4 + VIII, 3 + VIII), s abnormálním počtem tyčinek. Autogamie provedena byla jen u dvou rostlin *Te, 16g, 22* a *Te, 16g, 29*, a vedla tudíž k založení 2 sesterských linií roku následujícího (1916.), obou sice plnokvětých, ale, jak bude z dalšího výkladu patrné, s překvapujícími rozdíly ve stupni plnokvětosti

Druhá linie opět „částečně“ plnokvětá, *Te, 17k, (1—30)*, sesterská s předešlou, měla mnohem více rostlin jednoduchých. Byla mnohem slaběji plnokvětá, než linie předešla. Povstala také autogamií<sup>9)</sup> květu plného (V), se silnou mosaikou skvrn (asi vzoru čís. 11. v tabulce), ovšem i z rostliny, která měla též průměrem na 8 květech mosaiku skvrn silnější a v jednom květu dosti silnou paracorollu (V). Pro 28 rostlin nalezen byl poměr jednoduchých ku plnokvětným **13:15**. Mezi plnokvětnými bylo asi 8 rostlin slaběji a 7 silněji paracorollárních; u slabších také mnohé květy byly jednoduché. Za to však linie *Te, 17k, (1—30)* byla průměrem proti linii předešlé s mnohem silnější mosaikou kresby (převládala kresba typů č. 10—12 v tabulce). Také rostliny s květy téměř jen žlutými zde nebyly pozorovány. Z této linie k autogamii a selekci byly vzaty 3 rostliny: *Te, 17k, 13*, *Te, 17k, 14* a *Te, 17k, 28*. Výběr směřoval tu sice k silné mosaice, ale zároveň k slabé paracorolle. V linii předešlé směřoval ku květům skoro neskvřnitým, ale k sesílení a stupňování paracorolly!

### 1916.

Uvedenými 5 pokusy minulého roku bylo vskutku také založeno 5 linií různě silně plnokvětých. Mezi těmi linie *Te, 16g, 22h, (1—30)* a *Te, 16g, 29c, (1—30)* patří k sobě jako linie sesterské.

Prvá linie *Te 16g, 22h, (1—30)* povstala autogamií<sup>10)</sup> květu téměř zcela žlutého a silně plného (VIII), květu, jenž patřil rostlině téměř žlutokvěté a spolu silně plnokvěté (III, VIII, VIII, VIII; podle 4 květů). Všechny její rostliny, které byly pozorovány, celkem 23 jedinců, měly paracorollu. Jednotlivé rostliny měly mezi plnými květy též květy slaběji plné, anebo i bez paracorolly. Úhrnem bylo zkoumáno 50 květů, na nichž je nejčastěji zastoupena silná paracorolla (VII, VIII, IX). Postupujeme-li variantami pro paracorollu od 0, I, II atd. až k X, je variabilita paracorolly

<sup>9)</sup> Pokus proveden 28. VIII. 1914 na květu k.

<sup>10)</sup> Pokus proveden 17. VIII. 1915 na květu h.

pro těchto 50 květů dána frekvencemi: 2, 1, 0, 4, 4, 2, 4, 9, 11, 10, 3. Patrně největší frekvence jsou u květů s paracorollou silnou (VII, VIII a IX). Samozřejmě, že tato linie ve 100 % plnokvětá má pro další generace a pro celou selekci důležitý význam. Skvrnitost květů průměrem v celé linii byla též velmi slabá; květy jsou tu buď úplně žluté, anebo mají jen na lichém petalu skvrnu typu *quinquevulnerus*, a to ještě v malém rozsahu; ze složky *tigrinoidové* pak mají jen stopy na bási petalů kolem ústí trubky. Linie tato je tudíž také téměř žlutokvětá. Květy mají 4 tyčinky a jen na jediném nalezeno jich 6.<sup>11)</sup>

Linie *Te, 16g, 29c, (1—30)* vzniká opět autogamií květu<sup>12)</sup> silně mosaikového (podle vzorů v tabulce asi čís. 11), ale bez paracorolly (0), z rostliny však silně skvrnitá a průměrem (0, 0, 0, I, 0) slabě plnokvětá. Linie tato také vskutku jest slaběji plnokvětá a má také již 2 rostliny mezi 24 sourozenkami bez paracorolly. Poměr mezi jednoduchými a plnokvětými rostlinami byl tudíž 2:22. Slabší stupeň paracorolly v této linii „částečně“ plně dokládají i frekvence květů roztríděných do variant stupnice pro paracorollu 0, I až IX, X, jestliže pro 34 květy nalezeny: 7, 7, 4, 5, 4, 1, 2, 2, 2, 0, 0. Tu květy silně plné (IX, X) scházejí, za to však největší frekvenci mají květy jednoduché (0) a nejméně plné (I). Kresba květů bohužel nebyla pozorována.

Srovnáme-li tyto dvě sesterské linie, a zvláště poměry 0:23 a 2:22, není pochybností, že se tu jedná o plnokvětost dvou dosti odchylných stupňů, povšechně o „silně“ a „slabě“ plnokvětou linii.

Další 3 linie flore pleno jsou k sobě opět v poměru sesterském; jsou to *Te, 17k, 13g, (1—30)*; *Te, 17k, 14i, (1—50)* a *Te, 17k, 28 h, (1—30)*.

Prvé linii *Te, 17k, 13g, (1—30)* částečně zase plnokvěté dala vznik autogamie<sup>13)</sup> květu prostředně plného (V), s mosaikou též prostřední (podle tab. asi čís. 9). V linii pozorováno bylo 29 rostlin s 59 květy úhrnem, mezi nimiž byly 3 rostliny bez paracorolly, 6 jich mělo plnokvětost slabší v tom smyslu, že měly mimo květy se slabší paracorollou také jednotlivé květy jednoduché. Poměr rostlin jednoduchých a plnokvětých byl tudíž 3:26 a frekvence květů pro stupnici 0, I až IX, X byly:

<sup>11)</sup> Květ vzoru 6 + IV.

<sup>12)</sup> Pokus proveden 21. VII. 1915 na květu c.

<sup>13)</sup> Pokus proveden 22. VIII. 1915 na květu g.



11, 8, 7, 8, 17, 3, 3, 1, 1, 0, 0. Květy silně plné (IX, X) tu scházejí jako u linie předešlé, ale rozdíl je zde ten, že průměrem nejčastěji se zde vyskytují květy mírně plné (II—IV), plnější však než u linie předešlé. Kresba květů není známa.

Druhá linie *Te*, 17*k*, 14*i*, (1—50) má svůj původ v rostlině sice silně mosaikově skvrnitě (asi vzoru č. 11. a 12. v tabulce), ale průměrem podle 6 květů (0, 0, 0, II, I, 0) velmi málo plnokvětě. Vznikla autogamii<sup>14)</sup> květu silně skvrnitého (podle tab. čis. 11.) a slabě plného (I). Celá linie je také velmi slabě plnokvětá. Ze 49 pozorovaných rostlin nalezeno bylo 13 s květy bez paracorolly a 36 rostlin plnokvětých, tudíž poměr 13:36. Mezi plnokvětými bylo k tomu ještě 21 rostlin, které mimo květy plné, měly též květy jednoduché. Malou intensitu plnokvětosti této linie také zvláště názorně dokládá řada frekvencí paracorollární stupnice květů 0, I až IX, X. Pro 111 květů úhrnem nalezeny byly totiž frekvence: 50, 20, 16, 18, 7, 0, 0, 0, 0, 0, 0. — Nápadně veliké je tu množství květů jednoduchých a málo plných (0, I); obě frekvence dávají více než  $\frac{1}{2}$  počtu všech květů. Linie tato zcela určitě dokazuje vliv negativní selekce a tudíž i faktorové polymerie znaku „*flore pleno*“, *paracorolly*. Mimo to objevila se na této linii ještě jiná, pravděpodobně též vrozená vlastnost, totiž častější výskyt 5., obvyčejné nevyvinuté tyčinky, postavené do osy květu. Tento znak, pátá tyčinka, objevil se u 9 rostlin na některém jejich květu. Kresba linie nebyla vyšetřována.

Třetí sesterská linie k předešlým dvěma jest line *Te*, 17*k*, 28*h*, (1—30). Vznikla z rostliny se silnou mosaikou skvrn (podle tabulky asi vzory č. 11. a 12.), s květy však prostředně plnými (0, IV, VI), a to autogamii<sup>15)</sup> květu silně skvrnitého (podle tabulky asi vzor č. 11.), s paracorollou prostředně silnou (VI). Mezi 21 rostlinami této linie nebyla nalezena ani jediná rostlina bez paracorolly, takže tu jde o 100% linii plnokvětou, ale rozhodně „slaběji“ plnou, než je linie *Te*, 16*g*, 22*h*, (1—30). Pozorování na 27 květech úhrnem dává frekvence: 0, 1, 8, 5, 7, 3, 1, 0, 0, 0, 2. Květy s paracorollou II—IV jsou nejčastější. Naproti tomu uvedená linie *Te*, 16*g*, 22*h*, (1—30) měla nejčastěji květy s paracorollou VII, VIII a IX.

<sup>14)</sup> Pokus proveden bez udání data na květu i.

<sup>15)</sup> Pokus proveden 20. VIII. 1915 na květu h.

## 1917.

Jakmile se ukázal uvedenými pokusy vliv selekce jak ve směru negativním, tak ve směru pozitivním, pokud se paracorolly týká, byla již další kultura plnokvětých linií, tedy od r. 1917 vedena jen směrem kladným. Za východisko byla ovšem vzata linie *Te, 16g, 22h, (1—30)*, která mezi kulturami minulého roku byla nejplnější a nahodile také nejméně skvrnitá, téměř žlutokvětá. Z ní tedy povstaly r. 1917 dvě sesterské linie žlutokvěté a maximálně plnokvěté. totiž *Te, 16g, 22h, 8d, (1—30)* a linie náhradní *Te, 16g, 22h, 25g, (1—30)*.

Prvé linii, *Te, 16g, 22h, 8d, (1—30)* dala vznik autogamie<sup>16)</sup> květu, jenž měl silnou paracorollu (VII), byl téměř úplně žlutý až na to, že měl na lichém, spodním petalu malou skvrnu typu *quinquevulnerus* a kolem ústí na bási petalů stopy skvrny *tigridoides* v podobě jemných teček a nádechů. Stejný byl i druhý květ této rostliny, měl jenom silnější paracorollu (VIII). Linie podle toho také byla složena jenom z rostlin plnokvětých a k tomu i zcela žlutých. Pozorováno bylo 13 rostlin s 30 květy úhrnem. Linie byla průměrem silně plnokvětá, v ní květy s paracorollou IX a X byly nejčtenější — jednoduché pak scházely. Zmnožením výrůstků paracorollárních pozorován tu byl typ XII.<sup>17)</sup> Ke stupnici květů 0, I až XI, XII nalezena byla tato řada frekvencí: 0, 1, 1, 0, 2, 2, 4, 0, 4, 9, 6, 0, 1, řada, která dokládá svrchu uvedené poměry. Podle ní tudíž každý květ každé rostliny byl plný. Rostliny měly dále vysoký vzrůst, měkké listy, trochu žlaznatě chlupaté, vejčité a slabě kadeřavě zoubkované. Květy byly průměrem skoro úplně žluté, veliké a na stopkách nápadně dlouhých. Linie tato měla také ještě některé jiné zvláštnosti. Pátá tyčinka, v obyčejných květech nevyvinutá, byla tu opět častějším zjevem, byť se objevovala jen na některém květu, nebo jen na málo květech téže rostliny. Dále 2 rostliny měly mezi květy se 4 tyčinkami též květ se 6. U jiné rostliny nalezen byl též květ se 6 petaly, u jiné opět květ s kalichem i korunou 4listou. S hlediska genetického nelze pokládati takovéto zjevy vždy za případy nahodilé a bezvýznamné. Naopak lze tu z nich tušiti sklon ku polypetaloidní koruně a k pravidelnému výskytu 5. tyčinky. Linie tato byla novým východiskem pro

<sup>16)</sup> Pokus proveden 27. VII. 1916 na květu d.

<sup>17)</sup> Květ měl také 5 tyčinek, tudíž schema 5 + XII; mimo to také 6 petalů.

kultury další, a to pro linie žlutokvěté a maximálně plné, neboť z ní bylo vybráno 5 rostlin: *Te, 16g, 22h, 8d, (5, 14, 21, 25, 27)*, které autogamii květů založily linie roku následujícího.

Druhá linie r. 1917 pěstovaná, *Te, 16g, 22h, 25g, (1–30)*, je k předešlé linii sesterská, za tuto náhradní, a měla také úplně stejné poměry. Také vznikla z rostliny silně plnokvěté (VII, IX, VIII, IX podle 4 květů). Autogamisovaný<sup>18)</sup> květ matečné rostliny, měl silnou paracorollu (VIII) a byl téměř celý žlutý; měl jenom menší skvrnu na bási spodního petalu (a) jako zbytek mosaikové složky typu *quinquevulnerus* a kolem ústí na bási všech petalů kruh jemných teček, jakožto poslední stopu složky *tigrinoidové*. Podobnou kresbu měly též ostatní květy matečné rostliny. Linie byla maximálně plnokvětá (VI, VIII), s velkými, téměř žlutými květy a stopami obou složek, nebo i bez nich; tedy se stejnými poměry, jako linie hlavní z r. 1917.

### 1918.

Všech 5 linií tohoto roku stojí k sobě v poměru generací sesterských vzhledem k pokusům předešlého roku.

Linie *Te, 16g, 22h, 8d, 5d, (1–20)* vznikla autogamií<sup>19)</sup> květu, jenž byl celý žlutý, maximálně plný (X) a měl jenom kruh slabých, tigrinoidových teček kolem ústí trubky. Také podle ostatních květů (IX, IX) byla matečná rostlina této linie silně plnokvětá. Květy úplně žluté, maximálně plné, beze skvrn typu *quinquevulnerus*, nejvýše jen se slabým kroužkem teček kolem ústí měly všechny pozorované rostliny této řady. Pro 54 květů těchto 17 rostlin nalezeny frekvence: 0, 0, 1, 1, 0, 2, 2, 3, 6, 7, 32. Jest z nich patrné, že květy se silnou, maximální paracorollou (X) jsou skoro pravidlem a dále, že také ani jediná rostlina neměla již ani jediného květu jednoduchého (0). K udržení této ve 100 % plnokvěté linie zvolena byla pro autogamii rostlina *Te, 16g, 22h, 8d, 5d, 8*. Spolu však jiná rostlina byla vzata ku křížení s čisto-krevnou račou *M. quinquevulnerus rubinus*, jakožto račou s květy úplně jednoduchými, s račou, u níž se ani v předchozích, ani v pozdějších generacích plav květ (paracorolla) neobjevil. K tomuto křížení byl tudíž kastrován z této linie květ rostliny *Te, 16g, 22h, 8d, 5d, 19*.

Druhá linie žlutá a plnokvětá tohoto roku byla *Te, 16g, 22h, 8d, 14d, (1–20)*. Její matečná rostlina byla plnokvětá (IX, IX),

<sup>18)</sup> Pokus proveden 16. VIII. 1916 na květu g.

<sup>19)</sup> Pokus proveden 20. VII. 1917 na květu d.

a také květ, jehož autogamii<sup>20)</sup> povstala, byl až na slabý kroužek teček tigrinoidových kolem ústí úplně žlutý, beze skvrn typu *quinquevulnerus*; měl silnou paracorollu a k tomu ještě 5. mediánní tyčinku (5 + IX.). Linie ovšem opět byla ve 100% maximálně plnokvětá. Pro 61 květů ze 20 rostlin byly nalezeny frekvence: 0, 1, 1, 3, 5, 6, 2, 5, 5, 12, 21, které ihned ukazují, že ani na jediné rostlině nebyly květy jednoduché (0), ale že se naproti tomu, nejčastěji objevovaly květy s maximální paracorollou (IX nebo X). Na rostlině *Te*, 16g, 22h, 8d, 41d, 20 byla provedena autogamie za účelem zachování této linie pro příští rok. U této rostliny byl mezi 7 květy pozorován též květ s 5. tyčinkou. Jinak všech 60 květů z této linie mělo jen 4 tyčinky normální.

Třetí linie, opět žlutá a maximálně plnokvětá je: *Te*, 16g, 22h, 8d, 21d, (1—20). Povstala ovšem zase autogamii květu<sup>21)</sup> s maximální paracorollou (X), zcela žlutého, jenž měl z mosaiky jenom slabý kroužek tigrinoidových teček kolem ústí trubky. Matečná rostlina této linie byla silně plnokvětá (5 + VI; 5 + IX; 4 + X) a měla též mezi 3 pozorovanými květy dva s 5. tyčinkou. Celá letošní linie ovšem byla ve 100% silně plnokvětá; na 82 květech ze 20 pozorovaných rostlin nalezeny byly pro paracorollu frekvence: 1, 0, 0, 0, 7, 1, 3, 5, 5, 8, 52. Ukazují, že sice většina rostlin měla květy maximálně plné (X), že však také jedna rostlina, byť silně paracorollární, měla květ jednoduchý (5 + 0), a že tedy intensita plnokvětosti je tu snad poněkud slabší proti linii předcházející, ačkoliv zde také není vyloučeno, že se může jednat jen o zjev nedědičný a nahodilý. V této linii u 12 rostlin objevily se v některém květu, nebo i v několika (ve 2, 3) na téže rostlině případy s 5. tyčinkou. Více než 1/2 všech rostlin v této linii měla tedy tento sklon k 5. tyčince! Jiná zvláštnost, která se zde objevila, byla petalisace nitek a konnektivů pravých tyčinek, zvláštnost rozhodně dědičná<sup>22)</sup>. Zde však objevila se jen ojediněle na některém květu mezi jinými květy v tom ohledu normálními, a to u 2 rostlin. Paracorollární části mají mnohé rostliny této linie velmi široké, ba i rozdvojované.

Čtvrtá linie *Te*, 16g, 22h, 8d, 25b, (1—20) je opět ve 100% plnokvětá. Povstala autogamii květu<sup>23)</sup> maximálně plného (VIII),

<sup>20)</sup> Pokus proveden 20. VII. 1917. na květu d.

<sup>21)</sup> Pokus proveden 20. VII. 1917. na květu d.

<sup>22)</sup> Podle předběžných našich pokusů.

<sup>23)</sup> Pokus proveden 15. VII. 1917. na květu b.

jenž měl kolem ústí silný kroužek tigrinoidových teček, dosti hrubých, jinak ale byl beze skvrn celý žlutý, a náležel rostlině průměrem silně plnokvěté (IX, VIII, 5 + VI, 5 + I, IX). Linie je opět složena jenom z plnokvětých rostlin. Přes to však její silná plnokvětost není tak intensivní, jako u linie zde na třetím místě uvedené! Je tu nejen zase jedna rostlina plnokvětá, která má též, byť jen jeden, květ prázdný (0), ale jsou tu také rostliny, které mimo květy silně plné, mají též květy slaběji plné. Celkové poměry opět dokládá řada frekvencí pro 112 květů ze 20 rostlin. K třídám 0, I až X, XI nalezeny frekvence: 1, 1, 4, 6, 4, 7, 8, 11, 17, 19, 33, 1. Je viděti, že všechny varianty paracorolly jsou v ni zastoupeny, nejčastěji však květy s paracorollou VIII, IX a X, ale je tu také překročení obvyklé maximální třídy variantou XI. Příslušný květ této třídy měl v mezerách mezi tyčinkami vždy 2 paracorollární výrůstky a jen za lichým petalem (a) měl výrůstky 3 místo obvyklých dvou. Také u několika (3) rostlin pozorováno bylo na některém květu rozdvajování výrůstků paracorollárních. V některých květech u této linie nabývají tyto výrůstky častěji i větších rozměrů. Také 5 tyčinka, jednou i několikrát mezi květy téže rostliny, byla pozorována u  $\frac{1}{2}$  rostlin této linie (na 10 členech). K autogamii zvolena byla rostlina *Te*, 16g, 22h, 8d, 25b, 12.

Pátá linie *Te*, 16g, 22h, 8d, 27c, (1—20) vznikla opět autogamií<sup>24)</sup> silně plného květu (IX), se slabým kroužkem tigrinoidové složky kolem ústí, jinak zcela žlutého květu, z rostliny silně plnokvěté (VIII, X, IX) Linie má všech 20 rostlin většinou silně plnokvětých, vesměs bez květů prázdných. Statistika úhrnem pro 107 květů těchto rostlin dala řadu frekvencí: 0, 1, 1, 2, 6, 8, 7, 11, 17, 16, 38 Jest z ní viděti, že rostliny měly nejvíce květů s maximální paracorollou (X), žádné však prázdné. (0). — Asi polovina všech rostlin (11 členů) měla v jednom nebo i několika málo květech na téže rostlině opět mediánní, 5. tyčinku. (U jedné rostliny mezi 9 květy byl tento znak napočítán docela pětkrát). Rozdělování paracorollárního výrůstku bylo vzácné, nalezeno bylo jen u jediného květu. V této pěkné linii provedeny byly dvě autgamie, a to na rostlinách *Te*, 16g, 22h, 8d, 27c, (10, 13), jakož i křížení, a to v tom smyslu, že rostlina *Te*, 16g, 22h, 8d, 27c, 6, sama maximálně plnokvětá (IV, X, 5 + X, X), dala

<sup>24)</sup> Pokus proveden 15. VII. 1917. na květu c

z květu<sup>25)</sup> plného (X) pyl ku zúrodnění květu čisté rasy *M. quinquevulnerus rubinus* tmavě žlutého a jednoduchého.

Posléze o všech těchto 5 sesterských liniích možno celkem připomenouti, že měly květy veliké, téměř žluté, maximálně plné a na dlouhých stopkách, jakož i to, že se v řadě květů mezi květy po sobě následujícími častěji objevovaly květy již v pupenech zanikající.

### 1919.

Linie předešlého roku dokazují, že rasa jak pro kresbu květů, tak i pro paracorollu byla dovedena jednosměrnou selekcí již na nejvyšší stupeň. Byly proto v r. 1919 kultury — celkem jich bylo chováno 6 — omezeny již jenom na řady s 10 členy. Linie *Te, 16g, 22h, 8d, 27c, 10e, (1—10)* a *Te, 16g, 22h, 8d, 27c, 13e, (1—10)* tvoří tu jednu skupinu sesterských kultur, kdežto čtyři linie ostatní jsou poněkud příbuzensky vzdálenější.

Linie *Te, 16g, 22h, 8d, 27c, 10e, (1—10)* je celkem tmavě žlutá, téměř beze skvrn, a má jen u některých rostlin též slabou stopu tigrinoidových teček v kruhu kolem ústí. Vznikla autogamii<sup>26)</sup> květu silně plného (IX), jenž byl téměř celý žlutý a měl jen nepatrný kroužek teček tigrinoidových kolem ústí. Květ měl veliké části paracorollární a náležel rostlině silně plnokvěté (IV, V, VIII, IX, VIII). Linie jest ovšem maximálně plnokvětá ve všech svých 9 členech. Podle šetření na 18 květech těchto 9 rostlin, získány k řadě variant pro paracorollu čísla: 0, 0, 0, 0, 0, 2, 2, 3, 6, 3, 2. Nejvíce květů padá do třídy VIII. Tyčinka 5. tu nalezena nebyla.

Linie *Te, 16g, 22h, 8d, 27c, 13e, (1—10)* je sesterská řada k předešlé. Povstala ovšem zase autogamii<sup>27)</sup> květu s velikou a silnou paracorollou (X), květu úplně žlutého až na nepatrné stopy složky tigrinoidové kolem ústí. Všechny rostliny (100 %) měly paracorollu ve všech pozorovaných květech. Květy byly též skoro celé žluté. Pozorováno bylo v této linii 9 rostlin s 20 květy, jež většinou byly maximálně (IX, X) plné. U jedné rostliny také nalezen byl květ s 5 tyčinkami (5 + X). Poměry jsou též viděti na frekvencích pro řadu paracorollárních variant 0, I až X, XI, totiž

<sup>25)</sup> Jedná se o květ *a*<sub>1</sub>, totiž první na postranním prýtu.

<sup>26)</sup> Pokus proveden 23. VII. 1918 na květu *e*.

<sup>27)</sup> Pokus proveden 23. VII. 1918 na květu *e*.

na řadě: 0, 0, 0, 1, 1, 1, 1, 1, 4, 5, 6. Z linie vybrány byly dále ku autogamii květů za účelem kultury pro příští rok dvě rostliny, totiž: *Te, 16g, 22h, 8d, 27c, 13e, (2, 3)*. Jiná rostlina této linie: *Te, 16g, 22h, 8d, 27c, 13e, 6* byla vzata za matečnou rostlinou ku křížení (kontrolnímu) s čistokrevnou raçou *M. quinquevulnerus-rubinus*, tmavě žlutě kvetoucí. Kastrovaný<sup>28)</sup> květ měl narudlý nádech; jinak byl beze skvrn, tedy celý žlutý, silně plný a též pocházel z rostliny silně plnokvěté (X)

Další linie tohoto roku jsou již mezi sebou poněkud vzdáleněji příbuzné.

Tak linie *Te, 16g, 22h, 8d, 5d, 8c, (1—10)* byla opět složena jenom (100%) z rostlin plnokvětých. Jednotlivé květy jednoduché tu vůbec nebyly zastíženy. Květ autogamisovaný<sup>29)</sup>, z něhož linie tato povstala, byl maximálně plný (VII) a celý žlutý; měl jen slabou stopu ze složky *tigrinoides* u ústí na bási obou hořejších petalů (*c<sub>1</sub>, c<sub>2</sub>*). Květ také náležel rostlině silně plnokvěté (VIII, VII, X, X, IX). Linie měla 9 rostlin, z nichž byly pozorovány 34 květy. Květy tyto rozdělené do tříd paracorollárních, daly frekvence: 0, 0, 4, 3, 3, 2, 3, 0, 4, 3, 12. Zřejmě zase květy maximálně plné (X) jsou nejčastější; chybí však úplně květy jednoduché. U tří rostlin také nalezen byl jednotlivé květ s 5. tyčinkou. Rostliny v celé linii měly pěkný vzrůst, pyřitě žlaznaté listy, a k velikým a těžkým květům nápadně dlouhé stopky. Také zanikání květů v pupenech úžlabních v řadě květů za sebou rozkvétajících bylo tu zjevem dosti význačným. Květy maximálně plné, samy sobě ponechané, mohly se ovšem těžko opyliti pylem vlastním, nebo pylem jiné rostliny maximálně plnokvěté, ježto tyčinky byly důkladně zakryty paracorollou a blizny vyčnívaly na čnělkách dosti vysoko nad paracorollu. V této linii vzata k autogamii jen jediná rostlina: *Te, 16g, 22h, 8d, 5d, 8c, 9*, maximálně plnokvětá (VI, III, IV, X, X, X, X, X). Rostlina *Te, 16g, 22h, 8d, 5d, 8c, 3* má květ *a<sub>1</sub>* zobrazený na tabulce pod číslem 5. a 6. Jest to květ se silnou paracorollou (VI), na němž zakrývání tyčinek a vysunutí blizny, jakož i poslední stopu kroužku ze skvrny *tigrinoides* kolem ústí je dobře viděti.

<sup>28)</sup> Kastrace provedena 9. VIII. 1918 na květu *a<sub>1</sub>*. Květ tento není čítán do počtu květů této linie (20 květů), ježto nemá přesných údajů o počtu paracorollárních výrůstků v trubce.

<sup>29)</sup> Pokus proveden 11. VII. 1918 na květu *c*.



Linie *Te*, 16g, 22h, 8d, 14d, 20g, (1—10). Povstala autogamii<sup>30)</sup> květu velice plného (IX), zcela žlutého, beze stop po jedné i druhé složce mosaikové kresby petalů, zároveň na rostlině silně plnokvěté (III, II, 5 + IV, X, X, IX a IX). Jest linií ze 100% poněkud slaběji plnokvětou; nicméně však na každé její rostlině byly nalezeny jen plné květy. Pozorováno 10 rostlin s 18 květy celkem. Frekvence ku variantám paracorolly 0, I až IX, X byly: 0, 3, 2, 1, 5, 1, 2, 0, 0, 2, 2. Varianta IV objevila se nejčastěji. Do této linie také spadá kontrolní křížení *rubinus* × *tigrinoides* fl. pl. K tomu účelu květ *Te*, 16g, 22h, 8d, 14d, 20g, 4e dal pyl<sup>31)</sup>. Květ byl téměř celý tmavěžlutý, se slabým toliko nádechem rudohnědým u bási všech petalů (c<sub>1</sub>, c<sub>2</sub>, b<sub>1</sub>, b<sub>2</sub>) mimo největší petal lichý (a). Tu měl i slabé tečky ze složky tigrinoidové. Patřil silně plnokvěté rostlině (I, X). Kastrováný květ čisté rostliny *quinquevulnerus-rubinus* byl tmavě žlutý.

Linie *Te*, 16g, 22h, 8d, 21d, 8b<sub>1</sub>, (1—10) je opět plnokvětá a má květy skoro jen celé žluté. Vznikla opět autogamii<sup>32)</sup> květu též úplně žlutého, bez kroužku z teček složky *tigrinoides* i beze stop po složce druhé. Květ tento měl také 5. tyčinku a velmi silnou paracorollu (5 + IX), a náležel rostlině velmi silně plnokvěté (5 + IX, 5 + IX, X, X, X, X). U všech 8 rostlin této linie nalezeny byly jen květy plné, byť byl jich jen počet malý; 13 květů bylo celkem pozorováno. Nejčastěji objevily se květy s paracorollou VI, jak dokládá řada frekvencí: 0, 2, 0, 2, 0, 0, 4, 0, 1, 1, 3 k stupnici 0, I až IX, X. Květů prázdných nalezeno nebylo a 5. tyčinka vystoupila ojedinelé u 4 rostlin, tudíž skoro u poloviny členů celé linie. Okolnost tedy, že se vyskytovala dvakrát mezi 6 květy rostliny matečné tudíž nebyla rozhodně věcí bezvýznamnou. K autogamii vybrána plnokvětá (IX, III) rostlina *Te*, 16g, 22h, 8d, 21d, 8b<sub>1</sub>, 2 za účelem zachování této linie na další rok.

Linie *Te*, 16g, 22h, 8d, 25b, 12f, (1—10). Založena byla autogamii<sup>33)</sup> květu tmavě žlutého se silnou paracorollou (X), jenž byl sice úplně bez složky typu *quinquevulnerus*, ale měl široký kroužek tigrinoidových teček kolem ústí. Vzešla také ze silně

<sup>30)</sup> Pokus proveden 8. VIII. 1918 na květu g.

<sup>31)</sup> Pokus proveden 13. VIII. 1919; kastrace račy *rubinus* provedena byla 11. VIII. 1919.

<sup>32)</sup> Pokus proveden 11. VIII. 1919 na květu b<sub>1</sub>, t. j. na květu 1. na 2. postranním prýtu.

<sup>33)</sup> Pokus proveden 25. VII. 1918 na květu f.

plnokvěté rostliny matečné (VI, VII, X, X). Celá linie má ovšem zase jenom plnokvěté rostliny; některé mají větší množství tigrinoidových skvrnek kolem ústí a některé zvláště velikou paracorollu. Pozorováno bylo 9 rostlin a z nich 17 květů, většinou maximálně (X) plných. Silnou plnokvětost dokládají též frekvence ku různě silně plným květům: 0, 0, 2, 3, 3, 0, 2, 1, 0, 0, 6. — Tyčinka 5. nalezena pouze u jednoho květu. Linie pro další rok již vedena nebyla.

### 1920.

Tohoto roku byly kultivovány celkem jen linie 4. — Linie *Te, 16g, 22h, 8d, 5d, 8c, 9d, (1—10)* má většinu květů maximálně plných (X), a to u všech rostlin, jest opět ve 100 % linií silně plnokvětou. Založila se autogamii<sup>34)</sup> velice silně plného květu (X), se zcela žlutými petaly, na rostlině velmi silně plnokvěté (VI, III, IV, X, X, X, X, X). Řada frekvencí pro 30 květů z 10 rostlin této linie: 0, 0, 0, 0, 1, 0, 0, 2, 1, 3, 23, dokládá skoro pravidelný výskyt nejsilněji plných květů (X); prázdné květy pozorovány nebyly. U dvou rostlin opět byl mezi normálními květy zastížen na téže rostlině květ s 5. tyčinkou (jednou i vícekrát). Průměrem mají rostliny dlouhé stopky a v řadě květů mají skoro pravidlem několik jich vždy zakrnělých ve stadiu úžlabních pupenů. Některé květy mívají rudohnědou trubku a kolem ústí stopy tigrinoidové složky, — jiné zase ani těchto znaků nemají a jsou téměř žluté. K autogamii byly vybrány pro založení linií na r. 1921 rostliny dvě, totiž: *Te, 16g, 22h, 8d, 5d, 8c, 9d, (5, 7)*, obě maximálně plnokvěté (s převahou květů: X).

Linie *Te, 16g, 22h, 8d, 21d, 8b, 2a, (1—10)* měla konečně nejen veškeré rostliny nejsilněji plnokvěté, ale také na veškerých měla ojedinele květy s 5. tyčinkou. Květy tyto byly až i čtyřikrát nalezeny na témže jedinci. Zdá se, že měla vůbec nejsilněji vystupňované obě vlastnosti pod vlivem jednosměrné selekce. Vznikla opět autogamii<sup>35)</sup> květu s velmi silnou paracorollou (IX), zcela žlutého, se stopami tigrinoidovými pouze kolem ústí, ale i s většími tečkami, snad složky druhé uprostřed bási petalů. Její matečná rostlina ovšem byla také silně plnokvětá (IX, III). Linie měla 8 rostlin plnokvětých, k nimž patřilo 25 pozorovaných květů. Z těchto květů pak bylo nalezeno 22

<sup>34)</sup> Pokus proveden 26. VII. (1919) na květu d.

<sup>35)</sup> Pokus proveden 8. VII. 1919 na květu a.

s paracorollou varianty X, 1 květ s variantou IX a 2 květy dokonce s variantou krajně vzácnou XII. Ostatní varianty scházely. U dvou květů měla 5. tyčinka také z nitky výrůstek podobný paracorollárnímu. Srůstání částí paracorolly pozorováno slabé jen u jediného květu. Z této velice plné linie zvoleny k autogamii rostliny tři, totiž: *Te*, *16g*, *22h*, *8d*, *21d*, *8b1*, *2a*, (*1*, *8*, *9*). Další dvě linie jsou řady sesterské.

Linie *Te*, *16g*, *22h*, *8d*, *27c*, *13e*, *2d*, (*1—10*) skládá se jenom z 10 členů, kteří však vesměs měli silnou paracorollu na všech pozorovaných květech. Květy byly průměrem téměř žluté, beze skvrn, ale mnohé měly alespoň nádech rudohnědý a kruh tigrinoidových teček kolem ústí. Jednotlivé květy měly docela i skvrnku typu *quinquevulnerus*, ovšem jen malou a jenom na lichém petalu (a). Z 10 rostlin bylo zkoumáno nahodile jen 21 květů, z nichž 20 patřilo variantě X, jediný variantě IX. Jednotlivé květy jednoduché ovšem tu nalezeny nebyly. Srůst 2, ale i 5 až 6 výrůstků paracorolly byl tu také pozorován. Tato linie měla též u 5 rostlin na více květech, anebo jen ojedinele 5. tyčinku. Linie vznikla autogamii<sup>36)</sup> květu (VIII) téměř jen žlutého, bez obojích složek mosaiky kresbové, pouze však s nádechem narudlým na bási petalů. Matečnou rostlinu měla silně plnokvětou (V, III, VIII).

Posléze linie *Te*, *16g*, *22h*, *8d*, *27c*, *13e*, *3c*, (*1—10*) měla celkem stejné znaky s předešlou, byla maximálně plná, a všech pozorovaných z ní 7 rostlin mělo pouze květy s variantou X a paracorolly veliké. Květů v ní bylo úhrnem pozorováno zcela nahodile ovšem jen 11. Jednou nebo dvakrát mezi květy normálními květ s 5. tyčinkou měly jen 2 rostliny. Květy linie byly jen téměř žluté, anebo měly nejvýše stopy nádechu rudého nebo tigrinoidových teček kolem ústí. Linie vznikla z matečné rostliny silně plnokvěté (IX, IX, VIII) autogamii<sup>37)</sup> květu skoro čistě žlutého a s maximální paracorollou (IX). Linie tato dále vedena nebyla.

### 1921.

Vzhledem k tomu, že již r. 1920 a 1919, jak v minimální kresbě (t. j. s květy téměř žlutými), tak i v maximálním rozvoji paracorolly naše linie se již dosti „ustálily“, zakládaly se v r. 1921

<sup>36)</sup> Pokus proveden 24. VII. 1919 na květu d.

<sup>37)</sup> Pokus proveden 18. VI. 1919 na květu c.

již jenom kultury linií těchto o malém počtu rostlin. Pěstováno jich bylo tohoto roku jen šest. Jedna skupina jich má sesterské řady dvě; druhá skupina z nich má sesterské linie tři. Třetí skupina má linii jen jednu. K první skupině patří:

Linie *Te*, *16g*, *22h*, *8d*, *5d*, *8c*, *9d*, *5e*, (1—5) je maximálně plnokvětá a má všech svých 5 rostlin silně paracorollárních. Podle 13 nahodile pozorovaných květů z těchto 5 jedinců byla varianta I a VIII zastoupena každá 1-krát; varianta V, VII a IX každá dvěma květy, a varianta X jako nejčastější, nalezena byla v 5 květech úhrnem.<sup>38)</sup> Květy byly buď celé žluté, beze skvrn, anebo měly k tomu ještě nádech hnědý rudý při bási petalů, anebo ještě „nádech“ provázený kroužkem teček tigrinoidových. Linie měla u jedné rostliny mezi 3 pozorovanými květy květ nejen s 5 tyčinkami, silně plný (IX) a k tomu ještě na 2 tyčinkách petalisací nitek, ale měla tu také jeden květ, jenž měl paprskovitě podél petalu se rozbíhající bílé, nežluté pruhy. Zda-li tu vystupují t. zv. „striátní“ květy, jaké jsou na př. známy u *Mirabilis Jalappa*, nebylo dosud podrobně vyšetřováno. — Linie vznikla z matečné rostliny silně plnokvěté (X, X, X, X) autogamií<sup>39)</sup> ovšem plného květu (X), zcela žlutého, jenž měl pouze okolo ústí silný, hnědý rudý nádech.

Linie *Te*, *16g*, *22h*, *8d*, *5d*, *8c*, *9d*, *7e*, (1—5) je opět ze 100 % plnokvětá, a má opět ojedinělý květ „striátní“. Vznikla autogamií<sup>40)</sup> květu tmavě žlutého, bez obou složek „mosaiky“. Květ měl jen kolem ústí stopy tigrinoidových teček bez nádechu hnědý rudý a byl velmi plný (IX). I mateřská rostlina této linie byla silně plnokvětá (IX, X, X, X). Slabá, minimální skvrnitost petalů je taková, jako u linie právě popsané. U jedné rostliny z 8 květů objevily se opět 2 květy bílé „striátní“. Tyčinka 5. pak vystoupila u 3 rostlin. Všechny 5 rostlin má jenom květy plné, úhrnem 24 (u 2 květů nedal se určití strpeň paracorolly). Převládají květy s maximální paracollou (X), což je viděti z řady frekvencí 0, 0, 0, 1, 0, 1, 0, 3, 1, 1, 15. Petalisací tyčinky měl jen jediný květ.

<sup>38)</sup> Řada frekvencí ku stupnici 0, I až IX, X byla nalezena totiž:  
0, 1, 0, 0, 0, 2, 0, 2, 1, 2, 5.

<sup>39)</sup> Pokus proveden byl 22. VII. 1920 na květu e.

<sup>40)</sup> Pokus proveden byl 21. VII. 1920 na květu e.

Druhou skupinu sesterských linií tvoří 3 další linie. Linie *Te, 16g, 22h, 8d, 21d, 8b<sub>1</sub>, 2a, 1g, (1-5)*. Má stopy skvrnek po složce tigrinoidové nebo i nádech na jinak úplně žlutých květech, anebo vůbec jen čistě žluté květy. Je silně plnokvětá; v ní se v některém květu objevila zase 5. tyčinka u více rostlin. Na 5 rostlinách s 18 květy vesměs jen plnými (jednoduché scházely) převládají paracorolly varianty X, jak dokládá řada frekvencí: 0, 0, 0, 1, 1, 0, 1, 0, 2, 2, 11. Květ bíle „striátní“ byl nalezen opět, byť jen jediný. Linie vznikla autogamií<sup>41)</sup> květu plného s 5 tyčinkami (5 + X), z rostliny silně plnokvěté (IX, X, 5 + X, 5 + X). Byl celý žlutý, jen se slabým nádechem kolem ústí.

Linie *Te, 16g, 22h, 8d, 21d, 8b<sub>1</sub>, 2a, 8h, (1-5)*. Založila se autogamií<sup>42)</sup> květu velice plného (X), s nádechem a kroužkem teček *tigrinoides* typu kolem ústí i s malou skvrnou typu *quinquevulnerus* na lichém petalů (a). Květ patřil též rostlině silně plnokvěté (5 + X, 5 + X, 5 + X, 5 + X, X). Na 4 rostlinách bylo pozorováno úhrnem 8 plných květů, žádné jednoduché. Dvě rostliny měly květy s 5. tyčinkou a jeden květ měl také petalisaci tyčinky. Části paracorolly byly mnohdy veliké a některé se počaly rozdělovati. Z 8 květů nahodile pozorovaných bylo jich 5 s paracorollou X, 2 s variantou IX a 1 s větším počtem výrůstků vůbec. Není ovšem pochybností, že tu máme opět linii nejsilnější plnokvětou.

Linie *Te, 16g, 22h, 8d, 21d, 8b<sub>1</sub>, 2a, 9g, (1-5)* má celkem stejné poměry s předešlými; je opět silně plnokvětá. Povstala jako ostatní autogamií květu<sup>43)</sup> se silnou paracorollou (X), s nádechem hnědě rudým a stopami tigrinoidovými na bási petalů, z květu jinak úplně žlutého. Matečná rostlina též byla silně plnokvětá (5 + X, 5 + X, X, 5 + X) a měla také několik květů s 5. tyčinkou a jeden i s petalisací na této tyčince. Linie ovšem má veškeré rostliny maximálně plnokvěté, v jejichž variantách paracorolla X je nejčastější; prázdné květy scházejí vůbec. Zkoumáno bylo 5 rostlin s 15 květy celkem. Na 2 rostlinách opět pozorovány byly květy s 5. tyčinkou. Variační řada paracorolly má zastoupeny varianty IV a IX jedním květem, variantu

<sup>41)</sup> Pokus byl proveden 10. VIII. 1920 na květu g.

<sup>42)</sup> Pokus byl proveden 11. VIII. 1920 na květu h.

<sup>43)</sup> Pokus byl proveden 10. VIII. 1920 na květu g.

VIII květy dvěma, ale variantu X květy jedenácti. Květy průměrem byly buď se slabým nádechem a stopami teček složky *tigrinoides* kolem ústí, anebo celé žluté, beze stop i bez nádechu.

Z třetí skupiny příbuzenské je linie *Te*, 16g, 22h, 8d, 27c, 13e, 2d, 10e, (1—5). Povstala autogamii<sup>44)</sup> květu, jenž byl celý žlutý, bez nádechu i jakýchkoliv stop té nebo oné složky mosaikové kresby. Květ byl ovšem maximálně plný (X) a náležel také rostlině plnokvěté (X, X). Linie má všechny pozorované členy, a všechny pozorované jejich květy plné; je ve 100% linií plnokvětou. Květy jsou buď jenom úplně žluté, anebo mají také stopy nádechu a teček tigrinoidových kolem ústí. Paracorolly někdy zvláště veliké a široké, zřídka se rozdělují. Tyčinku 5. měly opět 2 rostliny v některých květech. V linii pozorováno bylo celkem 5 rostlin s 11 květy. Varianty paracorollární měly tyto frekvence: 0, 0, 0, 1, 1, 2, 1, 3, 1, 0, 2. Květy varianty VII, silně plné, tudíž byly nejčastější.

Z celého průběhu kultury plnokvětých rač a zvláště z nesporného vlivu jednosměrné selekce ve směru kladném i záporném můžeme vyvozovati některé závěry všeobecné, jež ovšem i pro další výzkumy mají zásadní význam.

1. Nehledě k tomu, že schopnost k vytvoření paracorolly je pro celou rostlinu jako jedince vlastností závislou na měnlivých podmínkách její životní polohy, její ontogenetický vývoj stále provázejících, je rozhodně dle uvedených kultur plnokvětých schopnost k vytvoření paracorolly znak geneticky složený v tom smyslu, že jej řídí několik, pravděpodobně ne velký počet, faktorů v účincích se kumulujících (ve smyslu polymerie), a to z toho důvodu, že se jednosměrnou selekcí dá až k určité mezi zvýšiti na stav pak již trvalý, ale ovšem také jednosměrnou selekcí snížiti až suad k úplné ztrátě paracorolly.

2. Intensita plnokvětosti jeví se nejen ve větším nebo menším počtu výrůstků paracorolly v jednotlivých květech, nýbrž také v relativním počtu květů plných a prázdných na téže rostlině. Rostliny krajně silně plnokvěté mají v liniích všechny květy silně plné; naproti tomu však rostliny slabší v plnokvětosti mají mezi

<sup>44)</sup> Pokus byl proveden 11. VIII. 1920 na květu e.

květy se slabší paracorollou již i květy prázdné: a rostliny velmi slabě plnokvěté mohou mít posléze většinu květů jednoduchých a ostatní květy, třeba jen i jediný, mohou mít s variantou paracorolly nejnižší (I), a k tomu ještě slabě vyvinutou.

3. Podle toho může vésti jednosměrná selekce ve smyslu záporném k vypěstění linií, jimž faktory pro plný květ budou trvale scházeti, ale též v  $F_1$  ku paracorolle „intermediární“ budou-li se křížiti extrémně plné a extrémně „slabé“ linie paracorollární. To však bude programem další práce. Polymerický základ paracorolly však vysvětluje též slabší stupně a silnější stupně paracorolly, které jsou na znovu vystupujících („vyštěpovaných“), resurgentních rostlinách  $F_2$ , ba i v liniích  $F_3$  v našich pokusech. — Pokusy v této práci však pokusíme se podati důkaz o přítomnosti jiných dvou faktorů, které v našich pokusech má rasa *rubinus*, a sice takových, které jsou schopny potlačit v  $F_1$  všechny faktory skupiny paracorollární (označované symbolem P).

Souvislost generací u linií *tigrinoides fl. pleno* ukazuje závěrem přehledná tabulka, v níž k symbolům linií je připsán poměr udávající počet rostlin jednoduchých ku počtu rostlin s paracorollou. Mimo to označeny jsou hvězdičkou linie, jejichž rostliny byly vzaty ku reciproknímu křížení s rasou *rubinus*.

Přehled linií plnokvětých od r. 1914—1921 jest tudíž tento (Viz na následující stránce.)

V přehledu je jediná generace *Te* pro paracolloru „štěpící“, ostatní jsou všechny linie čistokrevné, různě silně plnokvěté. Linie starší (1915 a 1916) jsou slaběji plnokvěté, linie však od r. 1917 (dvě také již od r. 1916) jsou silně plnokvěté; nejsilnější plnokvěté linie jsou v nejpozdějších ročnících. Generace r. 1914—1916 mají zcela žluté i různé mosaikové květy, linie však od r. 1917—1921 mají již průměrem květy žluté, s malými stopami mosaikové kresby.

(3.) Rasy *quinquevulnerus-rubinus* byly též odvozeny z původní míšené rostliny, faenotypu „*rubinus*“, která kvetla r. 1911 a dala autogamii z jednoho svého květu 107 rostlin  $F_2$ , generací, v níž byly dva faenotypy: *rubinus* a *speciosus* <sup>45)</sup> v poměru 3:1.

<sup>45)</sup> Typ *speciosus* má obojstrannou skvrnu jako *rubinus*, ale jen asi do poloviny plochy petalů rozsáhlou.

3\*



O dědění typu *rubinus* a *speciosus* podána byla zpráva v „Biologických Listech“ (2) r. 1921. Tato generace (v přehledu značky 90 (1—107)) dala původ 19 čistým liniím *rubinus*, 25 čistým liniím *speciosus* a 38 generacím, v nichž byly opět faenotypy *rubinus* a *speciosus* v poměru 3:1. Z těchto 19 linií *rubinus* pěstovaných r. 1913 měly pro další kulturu význam pouze 2 linie: 90, 66, (1—23) a 90, 77, (1—23). Z nich druhá stálou autogamii na květech matečných rostlin dala vznik vždy jen jediné linii r. 1914 a 1915. Prvá však dala r. 1914 linii jen jednu: 90, 66, 9b, (1—164), a dále již r. 1915 linii 8, které byly pro další léta silně rozmnoženy (viz tabulku linií). Od r. 1917 vznikají dvěma rostlinami *rubinus* dvě skupiny linií, jednak s květy tmavě žlutými, z rostliny 90, 66, 9b, 40a, 12d, 6, jednak s květy bledě žlutými a žlutavě bílými z rostliny 90, 66, 9b, 51f, 2i, 15. Veškeré linie měly, a mají ovšem dosud, od svého vzniku jednoduché, normální květy, se 4 normálními tyčinkami. Paracorollu u těchto linií za celou tuto řadu let neměla ani jediná rostlina. Jednoduchý květ i kresba *rubinus* takového čistokrevné račy je patrna na tabulce na obraze čís. 7. a 8., u květu 90, 66, 9b, 40a, 12d, 6d, 10a, 3b, 5c z r. 1919. Generace, s jejichž rostlinami byla provedena reciproká křížení r. 1918 a 1919 s račou *tigrinoides* tl. pleno jsou opět označeny hvězdičkou. Nehyly-li paracorolla v tolika liniích vůbec nalezena, třeba připomenouti, že petalisace tyčinek z nitky i z konnektivu byla častěji pozorována než u račy *tigrinoides*.

Souvislost linií *rubinus* je tudíž viděti v následující tabulce. (Viz na následující stránce.) V té je patrný sled generací od r. 1912—1921. Prvá generace (1912) je ovšem F<sub>2</sub>, ostatní však jsou čisté linie *rubinus*.

(4.) Kříží-li se recipročně plnokvětá rača *tigrinoides* s račou *rubinus* s květy jednoduchými, vzniká oběma způsoby táž míšená rostlina, var. *Paulina*, již lze identifikovati podle popisu i podle vyobrazení s rostlinou *Vilmorinovou* z r. 1865. Na tomto bastardu zajímají nás dvě věci: mosaikové skvrny petalů a úplně potlačení paracorolly. Ve skvrnitosti lze totiž zřetelně rozlišovati složky po obou rodičích, jak složku *tigrinoidovou*, tak složku *quinquevulnerus-rubinovou*, neboť obě se kladou vedle sebe a často oddělují žlutými partiemi plochy petalu. Obě komponenty, jak již bylo zde uvedeno, v rozsahu jsou velice proměnlivé, a v pro-

## Přehled linií rubinus.

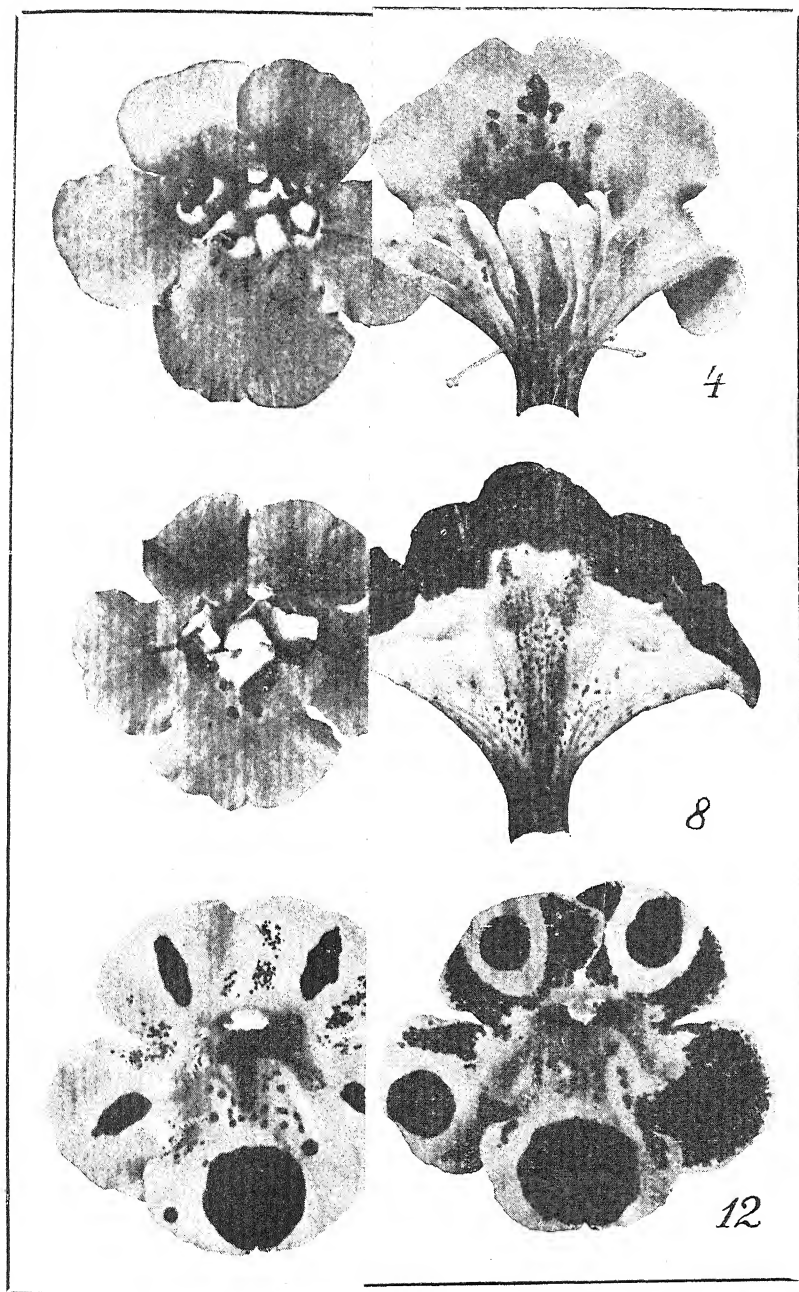
90 (1-107)	51 f (1-15) —	2 i (1-15) —	15 c (1-10) —	1 a (1-15) —	15 b (1-5) —	5 a (1-10) —	2 e (1-5)
		3 a (1-15)		5 b (1-15) —	4 b (1-5) —	2 c (1-10)	
		7 a (1-15)			5 f (1-5) —	2 f (1-10) —	3 f (1-5)
	79 d (1-15) —	9 b (1-15)			1 b (1-5) —	4 b (1-10) —	4 g (1-5)
		11 a (1-15)			8 b (1-5) —	3 g (1-10) —	3 f (1-5)
		13 a (1-15)					
	66 b (1-15)	1 d (1-15) —	12 b (1-10)				
		4 b (1-15)					
	60 b (1-15) —	6 c (1-15)					
		8 a (1-15) —	11 b (1-10)				
		9 b (1-15)					
		11 b (1-15)					
	41 b (1-15)	3 a (1-15)			2 a (1-5)* —	2 d (1-10) —	7 a (1-5)
		7 a (1-15) —	11 a (1-10)	2 a (1-15) —	12 b (1-5) —	2 d (1-10)	8 b (1-5)
	40 a (1-15) —	12 d (1-15) —	6 d (1-10) —		11 b (1-5) —	4 c (1-10)	2 e (1-5)
		15 a (1-15)		10 a (1-15)* —	3 b (1-5)* —	2 a (1-10) —	5 a (1-5)
	7 e (1-15)	4 a (1-15) —	1 a (1-10)		6 b (1-5)		7 c (1-5)
		5 b (1-15)				5 a (1-10) —	6 c (1-5)
	77 g (1-15) —	6 g (1-15)					
		8 a (1-15)					
R. 1912		9 e (1-15)					
	77 (1-23) —	4 a (1-130) —	106 k (1-15) —	5 e (1-10)			
1913							
1914							
1915							
1916							
1917							
1918							
1919							
1920							
1921							

měnlivosti na sobě zdá se úplně nezávislé, a liší se nejen tónem červeně — tigrinoidová složka je poněkud světlejší — ale i polohou v tom smyslu, že se složka tigrinoidová pravidelně rozkládá jen po vnitřní (hořejší) ploše petalů, kdežto rubínová je patrna vždy na obou stranách. Rozpadá-li se složka tigrinoidová ve slabších variantách na drobné tečky a skvrnky („třepenitě“), rozděluje se složka rubínová na několik větších skvrn, anebo má nejčastěji jenom na okrajích slabé lalůčky. V této práci nás však zajímá paracorolla. Ta zde vesměs schází; není zde po ní ani té nejmenší stopy. Tak potvrzují dvě  $F_1$  generace z r. 1919 a další dvě kontrolní generace  $F_1$  z r. 1920. — Prvá generace z r. 1919: (*Te*, 16*g*, 22*h*, 8*d*, 5*d*, 19*g* × 90, 66, 9*b*, 40*a*, 12*d*, 6*d*, 10*a*, 10*b*) 1—200, již krátce označíme si *Te D* (1—200), vznikla křížením rostliny *tigrinoides* fl. pl. jako matečné s rostlinou *rubinus* jako oteckou. Čistokrevné linie obou rač jsou označeny hvězdičkami v obou svrchu uvedených genealogických tabulkách. Křížení bylo provedeno tak, že byl v poupěti vytržením tyčinek postranními otvory v bocích trubky květní květ *tigrinoides* (*Te*, 16*g*, 22*h*, 8*d*, 5*d*, 19*g*) kastrován<sup>46)</sup> a pak po rozkvetení sprášen<sup>47)</sup> pylem z tyčinek květu *rubinus* (90, 66, 9*b*, 40*a*, 12*d*, 6*d*, 10*a*, 10*b*). Ku znázornění variability kresby mosaikové i úplného potlačení paracorolly jsou vyobrazeny z různých rostlin této generace 2 květy, a to květ *Te D*, 167*e* (viz tab. č. 10) a květ *TeD*, 183*e* (na tab. č. 12). Květ *tigrinoides* kastrováný náležel rostlině čistokrevné a silně plnokvěté (II, X, X, X, VIII) a měl též paracorollu velmi silně vyvinutou (VIII); jinak měl 4 tyčinky a byl úplně žlutý, jak bez nádechu, tak i bez tigrinoidových teček při ústí trubky. — Květ *rubinus* byl tmavě žlutý a velký s typickou kresbou *rubinus* (viz vzor na tabulce č. 7. a 8.); ovšem jednoduchý. — V této  $F_1$  generaci bylo pozorováno úhrnem 199 rostlin s 820 květy. Mosaiková kresba byla tu proměnlivá nejen na různých rostlinách, ale i na téže rostlině do té míry, že se často pozorovaly rostliny, které měly květy proti sobě postavené, tedy v úžlabí listů téhož páru vyrůstající, tak odchylně skvrnitě jako naznačují květy čís. 9 a 12. Není třeba ani zvláště poznamenávat, že čtyři vzorné typy květů na tabulce jsou na rostlinách zastoupeny v kultuře nejráznějšími va-

<sup>46)</sup> Kastrace provedena 13. VIII. 1918 na květu *g*.

<sup>47)</sup> Sprášení provedeno 16. VIII. 1918 pylem květu *b*.

Tabulka I.



Fot. autor. — Repr. fy. K. Polák, Praha.

BROŽEK A. (Praha): I



riacemi přechodnými. Proč se u mnohých rostlin tak extrémně odchýlné květy, často proti sobě postavené, objevují, jest zjev dosud nevysvětlený, jistě však zjev, jenž zasluhuje zvláštní pozornosti fyziologů; jest to však také zjev, jenž byl také asi pozorován na rostlině *Vilmorinově*, jak z popisu o velké kresbové variabilitě její lze tušiti.<sup>48)</sup> Jinak mají veškeré rostliny této  $F_1$  silný a vysoký vzrůst a velké květy. Také všechny květy mají 4 tyčinky, petalisace tyčinek i 5. tyčinka se tu neukázala ani na jediném květu.

Druhá  $F_1$ -generace z r. 1919: (90, 66, 9b, 40a, 12d, 6d, 10a, 8b  $\times$  Te, 16g, 22h, 8d, 27c, 6a<sub>1</sub>) 1—120 vznikla křížením čisto-krevné rostliny *rubinus* jako matečné s *tigrinoides* fl. pl. jako rostlinou oteckou. Označíme ji stručně *DTe* (1—120). Linie z r. 1918, z nichž k pokusu byly obě rostliny vzaty, jsou opět vyznačeny hvězdičkami v obou jejich tabulkách. Květ *rubinus* kastrováný<sup>49)</sup> (90, 66, 9b, 40a, 12d, 6d, 10a, 8b) byl tmavě žlutý, jednoduchý, bez paracorolly s typickou kresbou račy *rubinus*. Byl sprášen<sup>50)</sup> pylem z tyčinek květu *tigrinoides* (Te, 16g, 22h, 8d, 27c, 6a<sub>1</sub>), jenž měl 4 tyčinky a silně vyvinutou paracorollu (X), a dále též pocházel z rostliny silně plnokvěté (IV, X, 5 + X, X). Plný květ měl petaly úplně žluté, beze skvrn, mimo stopy složky tigrinoidové v podobě teček kolem ústí. V této  $F_1$  bylo pozorováno úhrnem 114 rostlin se 351 květy, které byly vesměs jenom jednoduché a opět se silně proměnlivou mosaikou skvrn. Poměry byly zde úplně stejné, jako v  $F_1$ -generaci předcházející. Také 5. tyčinka tu nebyla pozorována. Pouze u jediného květu nalezena byla ze 4 tyčinek normálních jedna petalisovaná. Paracorolla však úplně scházela. Také podle mosaiky skvrn krajně různé květy proti sobě postavené se opět vyskytovaly. Z generace této byly jako vzory typických dvou různých variant mosaikové kresby a spolu jednoduchých květů vybrány květy dvou různých rostlin; jsou to květy *DTe*, 80e (viz tab. čís. 9) a květ *DTe*, 14f (na tab. čís. 11).

Jednotný vzhled  $F_1$  hybridů z r. 1919 byl dále potvrzen dvěma kontrolními generacemi  $F_1$  v r. 1920, které také již z tohoto důvodu byly pěstovány jen v malém počtu rostlin. Prvá generace  $F_1$  r. 1920 (Te, 16g, 22h, 8d, 27c, 13e, 6a<sub>1</sub>  $\times$  90, 66,

<sup>48)</sup> l. c. pg. 641.

<sup>49)</sup> Kastrace provedena 1. VIII. 1918 na květu h.

<sup>50)</sup> Sprášení provedeno 6. VIII. 1918 květu a<sub>1</sub>.

9b, 40a, 12d, 6d, 2a, 2a, 3c) 1—10 vznikla opět křížením čisto krevné rostliny *tigrinoides* fl. pl. jako matečné s rostlinou *rubinus* jako oteckou. Čistě linie obou rač jsou opět vyznačeny v uvedených tabulkách hvězdičkami. Květ *tigrinoides* kastrováný<sup>51)</sup> náležel čistokrevné rostlině plnokvěté (X, ?X) a měl sám také silně vyvinutou paracorollu. Byl téměř úplně žlutý a měl pouze slabý nádech narudlý na bási petalů. Květ *rubinus* byl tmavě žlutý, bez paracorolly a měl typickou kresbu své račy; jinak 4 normální tyčinky. Jeho pyl přenesen byl<sup>52)</sup> na bliznu květu kastrovaného. Celá generace F<sub>1</sub> měla květy typu *Paulina*, květy vesměs jednoduché s kresbou mosaikovou, silně variabilní se všemi vlastnostmi svrchu popsanými. Sledovány byly tu podrobně proto již jenom 3 rostliny se 3 květy celkem. Stručná značka této generace jest *TeD*, (1—10).

Druhá generace F<sub>1</sub> z r. 1920: (90, 66, 9b, 40a, 12d, 6d, 10a, 3b, 3f × *Te*, 16g, 22h, 8d, 14d, 20g, 4e) 1—10, zkrácené značky *DTe*, (1—10), vznikla opět křížením opačným: *rubinus* × *tigrinoides* fl. pl. Rostlina *rubinus* vzata za rostlinu matečnou, rostlina *tigrinoides* za rostlinu oteckou. Linie, z nichž obě rostliny pocházely, jsou opět označeny hvězdičkou v jich genealogických tabulkách. Květ *rubinus* (90, 66, 9b, 40a, 12d, 6d, 10a, 3b, 3f) kastrováný<sup>53)</sup> byl tmavě žlutý, jednoduchý, s typickou kresbou své račy. Byl sprášen<sup>54)</sup> pylem květu *tigrinoides* (*Te*, 16g, 22h, 8d, 14d, 20g, 4e), jenž měl 4 tyčinky a silně vyvinutou paracorollu (X) a pocházel také z rostliny silně plnokvěté (I, X). Byl téměř celý žlutý a měl jenom slabý, narudlý nádech, a kolem ústí na bási párových petalů (b<sub>1</sub>, b<sub>2</sub>, c<sub>1</sub>, c<sub>2</sub>) jen slabé tečky složky tigrinoidové. Generace F<sub>1</sub> takto vzešlá obsahovala pak vesměs jen rostliny typu *Paulina*, prosté paracorolly, se 4 tyčinkami a mosaikovou kresbou petalů se všemi vlastnostmi opět svrchu popsanými. Proto podrobně zde byly pozorovány jenom již 3 rostliny, a z nich 5 květů celkem.

(5.) Ku vyvození F<sub>2</sub> generací vzaty byly pouze rostliny z F<sub>1</sub> generací z r. 1919, a to z každé generace rostliny dvě. Tak tedy získány celkem v r. 1920 čtyři F<sub>2</sub>: *TeD*, 158g, (1—100),

<sup>51)</sup> Kastrace provedena 9. VIII. 1919 na květu a<sub>1</sub>.

<sup>52)</sup> Křížení provedeno 13. VIII. 1919 pylem květu c.

<sup>53)</sup> Pokus proveden byl 11. VIII. 1919 na květu f.

<sup>54)</sup> Pokus proveden byl 13. VIII. 1919 s pylem květu e.



*TeD*, 192b, (1—100); pak *DTe*, 16a1, (1—100) a *DTe*, 82g, (1—100).  
Ve všech těchto  $F_2$  byly pak nalezeny rostliny dvojí: jednak s květy jednoduchými a jednak rostliny v různém stupni plnokvěté, s paracorollou různě silnou.

Prvá  $F_2$  generace *TeD*, 158g, (1—100) vznikla autogamií<sup>55)</sup> květu, jehož mosaiková kresba se přibližovala typu na tabulce č. 10. Květ byl bez paracorolly a měl 4 normální tyčinky. Další 4 květy téže rostliny byly rovněž jednoduché a měly oba mosaiku asi takovou, jako má na tabulce květ čis. 10; též byly jednoduché. V generaci  $F_2$  bylo pozorováno celkem 95 sourozenců s 596 květy. Nehledě k variabilitě mosaikové kresby, kolísající od květů téměř beze skvrn až k mosaice maximálního rozsahu, jak pro jednotlivé členy, tak pro květy téže rostliny, bylo zjištěno 91 rostlin, u nichž žádný z květů, pokud mohly být pozorovány, paracorolly neměl, a pak nalezeny 4 rostliny, u nichž alespoň některý květ měl paracorollu, byť jen slabou. Intensita paracorolly těchto rostlin je viděti ze značek. Tak rostlina *TeD*, 158e, 39 měla květy s paracorollou 0, 0, 0, 0, 0, I, I, I, tedy jen na 3 květech z 8 úhrnem. Rostlina *TeD*, 158e, 47 měla květy s paracorollou: 0, 0, 0, 0, II, II, tudíž na 2 květech ze 6 květů pozorovaných. Rostlina *TeD*, 158e, 64 měla květy s paracorollou: 0, II, II, II, III, III, II, IV, II, IV; je tedy rostlinou silněji plnokvětou než předešlé dvě její sourozenky, byť paracorolla její nebyla ve květech jednotlivých zvláště silná. Z 10 květů byla v 9 přítomna. Rostlina *TeD*, 158e, 100 byla opět velmi slabě plnokvětá; květy její měly paracorolly: 0, 0, 0, 0, 0, 0, II. Štěpící poměr frekvenční mezi rostlinami jednoduchými a plnokvěty zde tedy nalez 91 : 4.

Druhá  $F_2$  generace *TeD*, 192b, (1—100) byla opět vyvozena autogamií<sup>56)</sup> květu, jehož mosaiková kresba podobala se květu na tabulce čis. 10. Mosaika ostatních 8 květů měla všechny varianty (čis. 9—12) kresby květů v tabulce vyobrazených; rostlina ovšem měla všechny květy jednoduché. V celé  $F_2$  bylo pozorováno 88 rostlin s 489 květy celkem a nalezeno 84 rostlin s květy jednoduchými a 4 rostliny, které opět jen na některých květech měly různě silnou paracorollu. Poměr mezi rostlinami jednoduchými a plnokvěty tudíž byl 84 : 4. Rostlina *TeD*,

<sup>55)</sup> Pokus proveden byl 5. VIII. 1919 na květu g.

<sup>56)</sup> Pokus byl proveden 17. VII. 1919 na květu b.

192b, 19 měla mezi 9 květy 6 květů s paracorollou (IV, I, 0, I, V, IV, 0, 0, III); rostlina *TeD*, 192b, 33 měla mezi 4 květy jen 1 s paracorollou (0, 0, 0, I). Byla jistě mnohem slaběji plnokvětá proti předešlé. Rostlina *TeD*, 192b, 48 měla mezi 7 květy 5 s paracorollou (0, 0, II, II, I, I, II), byt slabou, a posléze rostlina *TeD*, 192b, 99 měla mezi 6 květy 5 květů plných (I, III, III, II, I, 0).

Třetí  $F_2$  generace *DTe*, 16a<sub>1</sub>, (1—100) povstala jako předešlé autogamií<sup>57)</sup> květu, jehož mosaika petalů se podobala kresbě květů na tabulce č. 11 a 12. Takovouto silnou mosaiku měly i další 4 květy na této rostlině, jen jeden květ mimo těchto pěti měl kresbu trochu slabší, asi mezi květy čís. 9 a 10 na tabulce. Veškeré květy ovšem byly jednoduché, bylo jich na této rostlině celkem 7. V generaci  $F_2$  pak bylo sledováno 95 rostlin s 551 květy. Mezi těmi byly nalezeny 92 rostliny s květy jednoduchými a 3 rostliny plnokvěté; tedy poměr 92:3. Rostlina *DTe*, 16a<sub>1</sub>, 1 byla silně plnokvětá, měla z 10 květů v 8 dosti silnou paracorollu (0, II, I, VI, II, II, V, 0, III, III) a květy žluté, beze skvrn, jen s nádechem nahnědlým kolem ústí trubky korunní. Z nově v  $F_2$  se opět objevivších plnokvětých rostlin ze všech čtyř  $F_2$  byla též tato rostlina nejsilnější plnokvětou. Rostlina *DTe*, 16a<sub>1</sub>, 33 měla již ze 16 květů jen 2 květy s paracorollou (0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, II, II, 0, 0); a také rostlina *DTe*, 16a<sub>1</sub>, 89 měla mezi 8 květy 5 květů s paracorollou (0, 0, I, 0, I, I, IV, II), byt slabší nežli u rostliny *DTe*, 16a<sub>1</sub>, 1.

Čtvrtá  $F_2$  generace *DTe*, 82g, (1—100) jest sesterská s předcházející a vznikla též autogamií<sup>58)</sup> květu mosaikového hybridu var. *Paulina*. Květ autogamisovaný i druhý ještě květ míšené rostliny, jenž byl pozorován, měl slabou mosaiku skvrn, téměř takovou, jakou lze viděti na tabulce, na květu č. 9. Ovšem, že oba květy  $F_1$  paracorolly neměly. V  $F_2$  generaci bylo pozorováno 89 rostlin, z nichž u 4 nalezena byla paracorolla a to opět jen v některých jejích květech; kdežto u 85 rostlin nalezeny byly květy jen jednoduché. Je tudíž poměr rostlin jednoduchých ku rostlinám plnokvětým dán čísly 85:4. — Na 89 rostlinách této generace bylo pozorováno celkem 413 květů.

<sup>57)</sup> Pokus byl proveden 12. VIII. 1919 na květu a<sub>1</sub>.

<sup>58)</sup> Pokus byl proveden 7. VIII. 1919 na květu g.

Na rostlině *DTe*, 82g, 37 nalezeny byly mezi 7 květy 3 s paracorollou (0, 0, 0, I, I, 0, II), celkem slabou; rostlina *DTe*, 82g, 41 měla mezi 6 květy 5 květů s paracorollou (II, II, II, IV, 0, II) poněkud silnější. Rostlina další *DTe*, 82g, 93 měla mezi 4 květy 3 s paracorollou (0, II, I, I) slabou a posléze, rostlina *DTe*, 82g, 96 měla mezi 4 květy jen 1 plný (0, 0, 0, I), a to ještě slabě.

Úhrnem tyto 4  $F_2$  zřejmě dokazují, že tu opět rostliny plnokvěté nejen pravidelně vznikají, ale že nově povstalé rostliny  $F_2$  jsou formy nestejně silně plnokvěté. Mezi 15 plnokvětými  $F_2$  nalezena nebyla však ani jediná tak maximálně plnokvětá, jako bylo u původní čistokrevné račy, tedy v tom smyslu, aby se maximální paracorolla (X) objevila ve všech květech téže určité rostliny. U těchto  $F_2$  plnokvětých rostlin byla průměrem nejen paracorolla slaběji vyvinuta, ale květy plné byly na téže rostlině provázeny tu větším, tu zase menším počtem květů jednoduchých. Předpokládáme, že příčinou tohoto zjevu je volné kombinování se více faktorů polymerických, tvořících skupinu (P) vloh pro paracorollu a její vývoj v různé síle. Vliv selekce v kultuře plnokvěté račy řadami generací, jak bylo již svrchu řečeno, přivedl nás k těmtož předpokladu. Než úplné potlačení paracorolly v  $F_1$  a opětné její objevení se v  $F_2$  v poměrech, které lze srovnati a nahraditi ideálním poměrem 15 : 1 (15 rostlin jednoduchých ku 1 plnokvěté), vede nás k předpokladu, že celý faktorový komplex pro paracorollu (Pp) v  $F_1$  byl zatlačen dvěma faktory  $A_1$ ,  $A_2$ , z nichž již každý sám o sobě může paracorollu potlačovati. Potlačující faktory  $A_1$ ,  $A_2$  mohou ovšem chovati jen čisté račy *rubinus*. Ty mohou mít pak velmi různou konstituci, kterou autogamii v liniích bez křížení rozlišiti nelze. Čisté račy *rubinus* mohou být:  $A_1 A_1 A_2 A_2 PP$ ;  $A_1 A_1 a_2 a_2 PP$ ;  $a_1 a_1 A_2 A_2 PP$ ,  $A_1 A_1 A_2 A_2 pp$ ,  $A_1 A_1 a_2 a_2 pp$ ;  $a_1 a_1 A_2 A_2 pp$  atd.; všechny mají jednoduché květy, buď s vlohami pro paracorollu (PP) latentními, anebo i bez nich (pp). Jsou konečně myslitelný i konstituce čistých rač *rubinus*, nepřehlídíme-li k homozygotnosti faktorové ve skupině paracorollární, vzoru  $A_1 A_1 A_2 A_2 PP$ ;  $a_1 a_1 A_2 A_2 PP$  atd. Pro náš pokus je nejpravděpodobnější konstituce račy *rubinus* vzoru  $A_1 A_1 A_2 A_2 pp$ . Druhá rača, plnokvětý *tigrinoides* naproti tomu má podle uvedeného jen jednu možnou konstituci:  $a_1 a_1 a_2 a_2 PP$

(anebo, nehledíme-li na paracorollární skupinu faktorovou, též  $a_1 a_1 a_2 a_2 Pp$ ). Ovšem je jisto, že by bylo možno vypěstovati, anebo nalézt v kulturách i genotypy *tigrinoides* vrozeně neplnokvěté:  $a_1 a_1 a_2 a_2 pp$ , tak jako genotypy *rubinus* vrozeně plnokvěté, (na pohled ovšem jednoduché).

Vzhledem pak k tomu, že v našich pokusech v  $F_2$  vystoupily rostliny sice plnokvěté, ale rodově variabilní intensity plnokvětosti, jak ještě z  $F_3$  bude patrné, předpokládáme, že naše rača, plnokvětý *tigrinoides* fl. pl. byl genotyp skladby:  $a_1 a_1 a_2 a_2 PP$ , rača pak *rubinus* s květy jednoduchými genotyp skladby  $A_1 A_1 A_2 A_2 pp$ . Mosaikový  $F_1$  — mišenec obou, var. *Paulina* pak měl, přihlížíme-li také ku skupině gén paracorollárních, konstituci  $A_1 a_1 A_2 a_2 Pp$ . Kvetl pak jednoduše proto, že z račky *rubinus* přijal oba faktory potlačující komplex faktorů ( $Pp$ ) paracorollárních. Nehledíme-li pak ku skupině  $Pp$ , můžeme tohoto hybrida pokládati jen pro faktory paracorollu potlačující za *dihybrida*, jenž v  $F_2$  vytvoří 16 kombinací, jak je podává následující obvyklé schema:

Obr. 3.

### Kombinační schema pro $F_2$ generaci.

	$A_1 A_2$	$A_1 a_2$	$a_1 A_2$	$a_1 a_2$
$A_1 A_2$	16 : 0 $A_1 A_1 A_2 A_2$ jednoduchý	16 : 0 $A_1 A_1 A_2 a_2$ jednoduchý	16 : 0 $A_1 a_1 A_2 A_2$ jednoduchý	15 : 1 $A_1 a_1 A_2 a_2$ jednoduchý
$A_1 a_2$	16 : 0 $A_1 A_1 A_2 a_2$ jednoduchý	16 : 0 $A_1 A_1 a_2 a_2$ jednoduchý	15 : 1 $A_1 a_1 A_2 a_2$ jednoduchý	3 : 1 $A_1 a_1 a_2 a_2$ jednoduchý
$a_1 A_2$	16 : 0 $A_1 a_1 A_2 A_2$ jednoduchý	15 : 1 $A_1 a_1 A_2 a_2$ jednoduchý	16 : 1 $a_1 a_1 A_2 A_2$ jednoduchý	3 : 1 $a_1 a_1 A_2 a_2$ jednoduchý
$a_1 a_2$	15 : 1 $A_1 a_1 A_2 a_2$ jednoduchý	3 : 1 $A_1 a_1 a_2 a_2$ jednoduchý	3 : 1 $a_1 a_1 A_2 a_2$ jednoduchý	0 : 16 $a_1 a_1 a_2 a_2$ plnokvětý ( <i>paracoru lu</i> ).

Rozdělíme-li oněch 16 kombinací na faenotypy, je viděti, že  $F_2$  má mezi 16 rostlinami 15 faenotypů jednoduchých (ovšem s velmi různou genotypní konstitucí) a 1 faenotyp plnokvětý, jenž je homozygotem ovšem jen potud, pokud máme na zřeteli faktory  $a_1$ ,  $a_2$ , jinak ale podle skupiny paracorollární, podle této „genetické báse“ může být tak dobře homozygotem, jako hybridem různého stupně. Podle toho ovšem může být znovu v  $F_2$  vykombinovaná rostlina různě silně plnokvětá, a je-li pro jistou řadu polymerických faktorů skupiny paracorollární hybridní, může být znovu přístupna vlivu jednosměrné selekce v dalších generacích. Zda-li dovede posléze jediný toliko  $A$ , ( $A_1$  nebo  $A_2$ ) svoji valencí potlačovati úplně nebo jen částečně celý v genové konstituci (tedy vrozeně) jistě silně proměnlivý komplex paracorollární tou měrou jako činitelé  $oba$ , a zda tedy při jednom páru faktorů může dojiti místo úplného potlačení paracorolly k intermediárnímu nebo jen slabému jejímu vývoji: jsou případy, které tímto pokusem dosud blíže určeny býti nemohou. V tom ohledu mohly by býti rozhodujícími zpětná křížení formy plnokvěté ( $a_1a_1a_2a_2Pp$ , nebo  $a_1a_1a_2a_2PP$ ) s formou jednoduchou buď skladby  $A_1A_1a_2a_2pp$  nebo  $a_1a_1A_2A_2pp$ , po případě i s formami  $A_1A_1a_2a_2PP$  nebo  $a_1a_1A_2A_2PP$ .

Frekvenční poměry pro jednoduché a plnokvěté faenotypy vsutku lze identifikovati se supponovaným ideálním poměrem 15 : 1, jak svědčí čísla této tabulky:

Obr. 4.

### Frekvenční poměry v $F_2$ .

$F_2$ (1920)	$n^{59)}$	Poměr pozorovaný	Poměr očekávaný	Absolutní chyba	Rozdíl <sup>60)</sup>	Poměr ideální	$n^{61)}$
Te D, 158 g, (1—100)	95	91 : 4	89,06 : 5,94	+ 2,36	+ 1,94	15 : 1	596
Te D, 192 b, (1—100)	88	84 : 4	82,50 : 5,50	+ 2,27	+ 1,50	15 : 1	489
D Te, 16 $a_1$ , (1—100)	95	92 : 3	89,06 : 5,94	+ 2,36	+ 2,94	15 : 1	551
D Te, 82 g, (1—100)	89	85 : 4	83,44 : 5,56	+ 2,28	+ 1,56	15 : 1	413

<sup>59)</sup> Počet pozorovaných rostlin celkový.

<sup>60)</sup> mezi frekvencemi pozorovanými a očekávanými.

<sup>61)</sup> Počet pozorovaných květů celkem.

Mimo generaci  $D\ Te, 16a_1, (1-100)$  jsme oprávněni ve všech třech ostatních místo poměru nalezeného počítati s poměrem ideálním  $15 : 1$ , neboť jsou tu rozdíly mezi pozorovanými a očekávanými čísly menší, než příslušná absolutní chyba. Jenom u zmíněné generace  $D\ Te, 16a_1, (1-100)$  je rozdíl o málo větší chyby (přibližně jsou obě čísla téměř stejná), což lze vysvětliti tím, že některá rostlina velmi slabě plnokvětá mohla být při malém počtu květů, náhodou podle květů prázdných, které právě byly pozorovány, započítána mezi faenotypy jednoduché, místo mezi plnokvěté. Při menším počtu rostlin v sourozenstvu a zvláště pak při menším počtu květů u jednotlivých rostlin, jak uvidíme v  $F_3$  generacích, může tato různá intensita v plnokvětosti rostlin způsobiti řadu dosti důležitých odchylek ve frekvenčních poměrech faenotypů, a to nejen v generacích z hybridů, ale i v liniích samých.

(6.) Důkaz pro existenci 2 faktorů, které potlačují celou génovou skupinu paracorollární, lze však ještě vésti pomocí  $F_3$  generací, které vzniknou autogamicky z jednotlivých rostlin  $F_2$ . Z kombinačního čtverce jest ihned patrné, že faenotypy jednoduché mají různou konstituci podle obou faktorů  $A_1$  a  $A_2$ , a že tudíž i v potomstvu, tedy v  $F_3$ , některé z nich budou ve větším ( $3 : 1$ ) nebo v menším ( $15 : 1$ ) množství míti členy plnokvěté (různě silně); ale zároveň, že zcela určitá jich část také v  $F_3$  pro přítomnost buď obou, nebo jednoho z faktorů paracorollu potlačujících, nebude míti žádných rostlin plnokvětých. A posléze je jasno, že rostlina  $F_2$  plnokvětá dá autogamicky v  $F_3$  linii plnokvětou (nehledě ovšem na větší nebo menší stupeň plnokvětosti). Takže podle povahy  $F_3$  generací bude možno  $F_2$  generaci rozdělit na 3 skupiny faenotypů: 1. na skupinu  $F_2$  plnokvětých, které dávají  $F_3$  plnokvěté; 2. na skupinu  $F_2$  rostlin jednoduchých, které dají  $F_3$  rostliny jenom jednoduché, a 3. na skupinu  $F_2$  rostlin jednoduchých, které dají v  $F_3$  buď větší nebo menší počet rostlin plných vedle rostlin jednoduchých. Z kombinační tabulky jsou  $F_2$  rostliny skupiny první, druhé a třetí ve faenotypním poměru  $1 : 7 : 8$ , theoreticky. I proveden byl r. 1920—1921 pokus na rostlinách  $F_2$  generace  $D\ Te, 16a_1, (1-100)$  v naznačeném směru a sprášený autogamicky květy prvních 25 rostlin této generace zcela náhodile vybraných, počínajíc první rostlinou této generace, která náhodou byla dosti silně plnokvětá. Značky jednotlivých rodin  $F_3$ , obsahujících relativně malý počet členů (25), pak počet

pozorovaných rostlin ( $n$ ), počet pozorovaných květů ( $n'$ ) celkem v dotyčné rodině, jakož i frekvenční poměry nalezené, očekávané a ideální (faenotypů v  $F_3$ ) s příslušnou chybou a differenceí mezi pozorovanými a očekávanými čísla má tabulka č. 5. (Viz na stránce následující.)

Z tabulky je viděti, že 9 rodinám  $F_3$  lze podle číselné kritiky supponovati ideální poměr 3:1, podle něhož vystupují v sourozenecích rostliny jednoduché a rostliny plnokvěté. U všech také mimo jedinou rodinu *Te*, *16a1*, *33*, (*1—25*) jsou difference mezi hodnotami nalezenými a očekávanými menší, nežli příslušné absolutní chyby. Jen tato rodina má differencei větší než je absolutní chyba, byť se tu jednalo jenom o velmi malý rozdíl. Kdybychom pak poměru frekvenčnímu této rodiny (19:3) supponovali ideální poměr 15:1, zmíněný rozdíl mezi pozorováním a očekáváním se jenom zvětší proti příslušné chybě. Proto tuto  $F_3$  klademe mezi generace s poměry 3:1. Podobně bychom dostali větší difference mezi pozorovanými a očekávanými frekvencemi pro ostatních 8 rodin, kdybychom pro ně předpokládali poměry 15:1. — Druhá skupina rodin  $F_3$  v tabulce obsahuje 4 generace, a sice takové, jimž lze supponovati poměr 15:1. Za tohoto předpokladu jsou u nich také všechny difference mezi nalezenými a očekávanými poměry menší absolutních chyb. Difference ty byly by větší chyb, kdybychom frekvenčním poměrům těchto rodin supponovali poměry 3:1. Shrňme-li obojí  $F_3$  našeho pokusu do jediné skupiny, která tedy bude obsahovati generace  $F_3$ , složené vůbec z rostlin jednoduchých a z rostlin plnokvětých, nově se vytvořivších, získáme tím skupinu 13  $F_3$  rodin s dvojími rostlinami. Třetí skupina rodin v naší tabulce jsou generace, které jsou složeny jenom ze členů jednoduchých (faenotypicky). Patří sem 7 rodin s poměry ideálními 16:0. — Další skupina  $F_3$ -rodin v naší tabulce má 2 generace, které mají jenom rostliny plnokvěté, generace *DTe*, *16a1*, *1*, (*1—25*) a *DTe*, *16a1*, *33*, (*1—25*). Prvá z nich je nepochybně plnokvětá, a to dosti silně, neboť měla nejen mateřskou rostlinu  $F_2$  silně plnokvětou (0, II, I, VI, II, II, V, 0, III, III), ale sama je také složena pouze z plnokvětých rostlin, byť byly jednotlivé  $F_3$  rostliny některé silněji, jiné slaběji plnokvěté. Zřetelně docela jiné poměry má  $F_3$ -rodina druhá. Mezi plnokvěté  $F_3$  nutno ji čítati již proto, že měla mateřskou rostlinu  $F_2$  plnokvětou. Ale plnokvětost této rostliny byla tak



Frekvenční poměry v  $F_3$ .

$F_3$ (1921)	n	Poměr pozoro- vány	Poměr oč-kávaný	Absol. chyba	Rozdíl	Poměr ideální	n'
D Te, $16a_1$ , 6, (1-25)	23	17 : 6	$17_{,25} : 5_{,75}$	$+ 2_{,08}$	$+ 10_{,25}$	3 : 1	102
D Te, $16a_1$ , 7, (1-25)	24	18 : 6	$18_{,00} : 6_{,00}$	$+ 2_{,12}$	$+ 0_{,00}$	3 : 1	156
D Te, $16a_1$ , 9, (1-25)	22	18 : 4	$16_{,50} : 5_{,50}$	$+ 2_{,03}$	$+ 1_{,50}$	3 : 1	99
D Te, $16a_1$ , 23, (1-25)	11	9 : 2	$8_{,25} : 2_{,75}$	$+ 1_{,44}$	$+ 0_{,75}$	3 : 1	32
D Te, $16a_1$ , 25, (1-25)	18	14 : 4	$13_{,50} : 4_{,50}$	$+ 1_{,84}$	$+ 0_{,50}$	3 : 1	56
D Te, $16a_1$ , 30, (1-25)	25	19 : 6	$18_{,75} : 6_{,25}$	$+ 2_{,17}$	$+ 0_{,25}$	3 : 1	182
D Te, $16a_1$ , 32, (1-25)	22	15 : 7	$16_{,50} : 5_{,50}$	$+ 2_{,03}$	$+ 1_{,50}$	3 : 1	113
D Te, $16a_1$ , 33, (1-25)	22	19 : 3	$16_{,50} : 5_{,50}$	$+ 2_{,03}$	$+ 2_{,50}$	3 : 1	62
D Te, $16a_1$ , 41, (1-25)	17	14 : 3	$12_{,75} : 4_{,25}$	$+ 1_{,79}$	$+ 1_{,25}$	3 : 1	64
D Te, $16a_1$ , 8, (1-25)	23	21 : 2	$21_{,56} : 1_{,44}$	$+ 1_{,16}$	$+ 0_{,56}$	15 : 1	112
D Te, $16a_1$ , 10, (1-25)	16	15 : 1	$15_{,00} : 1_{,00}$	$+ 0_{,97}$	$+ 0_{,00}$	15 : 1	33
D Te, $16a_1$ , 37, (1-25)	24	23 : 1	$22_{,50} : 1_{,50}$	$+ 1_{,19}$	$+ 0_{,50}$	15 : 1	103
D Te, $16a_1$ , 39, (1-25)	25	24 : 1	$23_{,44} : 1_{,56}$	$+ 1_{,21}$	$+ 0_{,56}$	15 : 1	168
D Te, $16a_1$ , 4, (1-25)	25	25 : 0	—	—	—	16 : 0	123
D Te, $16a_1$ , 11, (1-25)	17	17 : 0	—	—	—	16 : 0	51
D Te, $16a_1$ , 13, (1-25)	23	23 : 0	—	—	—	16 : 0	100
D Te, $16a_1$ , 18, (1-25)	21	21 : 0	—	—	—	16 : 0	88
D Te, $16a_1$ , 19, (1-25)	23	23 : 0	—	—	—	16 : 0	113
D Te, $16a_1$ , 21, (1-25)	5	5 : 0	—	—	—	16 : 0	8
D Te, $16a_1$ , 34, (1-25)	13	13 : 0	—	—	—	16 : 0	46
D Te, $16a_1$ , 1, (1-25)	25	0 : 25	—	—	—	0 : 16	149
D Te, $16a_1$ , 33, (1-25)	22	11 : 11	—	—	—	0 : 16	135
D Te, $16a_1$ , 21, (1-25)	9	4 : 5	—	—	—	?	41
D Te, $16a_1$ , 23, (1-25)	12	5 : 7	—	—	—	?	37
D Te, $16a_1$ , 42, (1-25)	2	2 : 0	—	—	—	?	8
<b><math>F_3</math> (1921) mimo hlavní pokus:</b>							
D Te, $16a_1$ , 89, (1-5)	5	2 : 3	—	—	—	0 : 16	31
Te D, 158, 39, (1-5)	4	0 : 4	—	—	—	0 : 16	16
Te D, 158, 47, (1-5)	4	1 : 3	—	—	—	0 : 16	23
Te D, 158, 64, (1-5)	5	0 : 5	—	—	—	0 : 16	32
Te D, 158, 100, (1-5)	3	3 : 0	—	—	—	0 : 16	10

malá, že se na ní vyskytly jen 2 květy se slabou paracorollou (II) mezi 14 jednoduchými (0). Byla-li slabě plnokvětá rostlina matečná, není překvapující, že také celá linie  $F_3$  je velmi slabě plnokvětou a má dokonce celou polovinu členů, u nichž nebyl upozorován ani jediný plný květ. Takovéto „slabé“ linie však jsme již také poznali v kulturách plnokvětých linií, a tak i zde nutno předpokládati, že je tu vznik tak velikého počtu rostlin bez paracorolly pravděpodobně způsoben kombinováním se gén skupiny paracorollární určité konstituce, bez ohledu na faktory potlačující paracorollu,  $A_1$ ,  $A_2$ , (které všem rostlinám této linie scházejí). Poměr 11:11 nelze srovnati ani s 3:1 nebo 15:1, které bychom podle průběhu pokusu očekávali mohli. Náhled, že se v takovéto linii slabě plnokvěté kombinováním vlohy určité paracorollární skupiny mohou vytvořiti nejen rostliny slabě plnokvěté, ale i rostliny jenom s normálními květy ( $a_1 a_1 a_2 a_2 p p$ ), anebo rostliny s většinou květů normálních při několika málo květech slabě plných, — dokládá i dalších 5 generací v naší tabulce, jež stojí mimo hlavní experiment, a jež také podle jejich matečných rostlin  $F_2$  rozhodně nutno pokládati za linie „plnokvěté“, jenom že v nejrozmanitějším stupni. Tak linie  $Te D$ , 158, 39, (1—5) a  $Te D$ , 158, 64, (1—5) daly již při malém počtu sourozenců a z nich pozorovaných květů jenom členy plnokvěté, takže je lze klásti pravděpodobně ku liniím silněji plnokvěтым. Také matečné rostliny obou byly částečně plnokvěté, prvá slabě, druhá poněkud silněji. Ku liniím slabě plnokvěтым, snad asi takového stupně, jako je 2. plnokvětá linie  $F_3$  hlavního pokusu, by se daly přiřaditi generace  $DTe$ , 16a<sub>1</sub>, 89, (1—5) a  $Te D$ , 158, 47, (1—5). Také jejich matečné rostliny byly slabě paracorollární. Posléze v linii  $Te D$ , 158, 100, (1—5) se na 5 rostlinách poměr úplně obrátil. Zde nebyla nalezena ani jediná rostlina s plným květem. Možno je ovšem, že by se byly při větším množství sourozenců také zde mohly ukázati rostliny alespoň slabě paracorollární. Mezi pozorovanými liniemi plnokvěтым byla by tato linie pravděpodobně nejslaběji plnokvětou. — Z tabulky zbývá nám ještě skupina 3 rodin  $F_3$ , které nelze s určitostí zařaditi. — Rodinu  $DTe$ , 16a<sub>1</sub>, 42, (1—25), z níž po celou periodu vegetační kvetly jen 2 rostliny (ostatní, plazivého vzrůstů, vůbec nenasadily květů), nelze charakterisovati s určitostí pro malý počet členů. Druhé dvě rodiny  $DTe$ , 16a<sub>1</sub>, 21, (1—25) a  $DTe$ , 16a<sub>1</sub>, 28, (1—25)

mohly by se pokládati buď za rodiny ze skupiny  $F_3$  rodin „štěpících“ podle 3 : 1, tedy silněji, anebo stejným právem také za rodiny slabé paracorollární.

Pro prvou eventualitu svědčí jejich matečné rostliny  $F_2$ , jež obě neměly v květech paracoroll; pro druhou možnost svědčí zase přebytek typů flore pleno v  $F_3$ , jenž by připouštěl předpoklad, že jejich matečné rostliny  $F_2$  byly vlastně velmi slabými rostlinami plnokvětými, jež při menším počtu květů a při nepříznivých podmínkách životní polohy nevytvořily žádného květu s paracorollou. Výsledek pokusu se tudíž nikterak neposkodi, jestliže tyto 3 neurčité rodiny z úvahy vyloučíme. Pak obdržíme pro 22 rodin  $F_3$  phaenotypní poměr 3 kategorií rostlinných daný čísly:

$$2 : 7 : 13,$$

v němž prvá frekvence znamená počet  $F_3$  generací složených jenom z členů plnokvětých, druhá frekvence pak značí počet  $F_3$  rodin, které phaenotypicky jsou složeny jenom z rostlin jednoduchých a třetí frekvence posléze značí počet rodin  $F_3$ , které mají část členů phaenotypicky jednoduchých, druhou část plnokvětých. Poměr nalezený ovšem charakterisuje genotypní konstituci 22 rostlin lonských  $F_2$  a dokládá, že z nich 2 rostliny byly resurgentními typy čistokrevnými fl. pleno, i ve svém potomstvu, kdežto ostatních 20 rostlin na pohled jednoduchých, že je různé konstituce genotypické a dalo také podle toho jednak potomstvo jednoduché, jednak potomstvo „štěpící“ ve smyslu uvedeném.

Poměr nalezený 2 : 7 : 13 můžeme tudíž srovnávati plným právem, ba i nahraditi ideálním poměrem 1 : 7 : 8, jak jsme jej odvodili z kombinační tabulky ( $F_2$ ; viz str. 32). K nalezenému poměru jest totiž poměr očekávaný s příslušnými absolutními chybami dán poměrem:

$$(1,38 \pm 1,14) : (9,62 \pm 2,33) : (11,00 \pm 2,35).$$

Je viděti, že difference mezi čísly pozorovanými a očekávanými pro prvé (+ 6,62) a poslední (+ 2,00) číslo jsou menší než příslušné absolutní chyby a že jenom pro 2. frekvenci je tato difference (— 2,62) jen o málo větší příslušné absolutní chyby ( $\pm 2,33$ ).

Na základě selekce v liniích a křížení docházíme tudíž ku těmto dvěma hlavním závěrům o dědičnosti paracorolly:

1. Podle účinku negativní nebo pozitivní selekce v liniích plnokvětých a také podle vy-

stupování různě silně rodově založených resurgentních typů i linií plnokvětých při křížení: jest paracorolla útvar, jenž stojí pod vlivem několika polymerických faktorů, které tvoří samostatnou génovou skupinu paracorollární.

2. Podle phaenotypních poměrů v  $F_2$ , podle poměru 15:1 nebo 1:7:8 mají některé rostliny jednoduše kvetoucí dvě volně kombinovatelné gény, které nepatří ku skupině vlastních génů paracorollárních, nýbrž stojí mimo ni a jsou toho druhu, že již každá z nich sama o sobě dovede potlačit úplně nebo částečně různé génové kombinace paracorollární. Toto dědění je rázu alternativní dědičnosti dihybridů.

Pokusy uvedenými ovšem nejsou ještě naše pozorování o paracorolle uzavřena. Další pokusy budou obsahovati jednak křížení  $F_1$  hybridů, var. *Paulina* zpět s oběma čistými račami parentálními, jakož i selekci a křížení, odnášející se ku polymerickým génovým skupinám paracorollárním.

(7.) Dědičnost paracorolly, jakožto děj závislý na mechanickém kombinování se faktorů jest v biologii plných květů v témže vztahu, v jakém se ukázala experimenty genetickými heterostylie a tristylie květů (9, 10). O účelnosti jakýchkoliv typů paracorollárních lze tu ztěžka mluvit. Je jisto, že rostliny slabě plnokvěté a zvláště ty, které mají jen slabě plný květ se intervencí hmyzu v přírodě mohou snadno křížit a eventuálně množit autogamii květů, takže se slabé typy plnokvěté mohou udržovati ve volné přírodě přes to, že křížením s rostlinami jednoduchými se stále potlačují, — je však na druhé straně jisto, že rostliny silně plnokvěté, s mohutnou paracorollou, jsou typy možné jen v umělé kultuře, jen v rukách pěstitele, neboť mají takovou stavbu květu, že je naděje na křížení mezi rostlinami silně plnokvětých rač, tak jako naděje na autogamii plnokvěté račy, zvláště maximálně plné, velmi malá. Bylo již dříve poznamenáno, že paracorolla tak zakrývá tyčinky, že jejich pyl

pravděpodobně hmyzem, zvláště velkým, nemůže být nanesen na bliznu, která mimo to někdy i vyčnívá z paracorolly. Vskutku se také maximálně plná rača v přírodě neudržuje, byť se vlohy k ní slabými typy udržovaly. Je tedy paracorolla určitě útvar, jenž spíše rozmnožování rostliny zadržuje, než by ji podporoval a nemá proto asi pro hmyz žádného bližšího významu. Je ovšem věci mechanicky nejsnadnější a dějem také nejpravděpodobnějším, že květy maximálně plné, s nekrytou čnělkou budou spíše opyleny pylem květů jednoduchých než plných, do nichž hmyz nemůže. I následuje jako důsledek tohoto nejpravděpodobnějšího způsobu křížení ztráta paracorolly a tedy plného květu v mišencích.

Podobně i křížením jednoduchých rostlin s rostlinami slabě plnokvětými dojde k mišencům bez paracoroll, s květy jednoduchými. Mají tudíž možnost jenom typy slabě plnokvěté k tomu, aby autogamicky anebo křížením se sobě rovnými se udržely. Ale i tu je jisto, že pro polymerické založení zvláště slabě paracorollárních typů bude vznikat i v liniích i při křížení takových linií poměrně malý počet rostlin silněji plnokvětých. — Také periodický výskyt plných květů nejvíce se jako účelné dění, nýbrž jako nutný děj založený na pravděpodobnější následnosti dějové a na pouhém mechanickém kombinování se dědičných faktorů. Ztráta paracorolly v  $F_1$  totiž přivádí rostlinu jednoduše na takovou formu květu, která je snáze přístupná hmyzu a která mechanicky nepřekáží tomu, aby mohl být pyl přenesen, anebo aby se mohl dostat na vlastní bliznu. Jakmile však dojde ku vzájemnému křížení hybridů s květy prázdnými, anebo k jejich autogamii, nastoupí mechanické kombinování génů, jehož důsledkem jest typ plnokvětý, jenž vznikne bez ohledu na to, jak je životním podmínkám „přízpůsoben“, a zdali jim eventuelně vůbec vyhovuje! Ve světle genetiky není tudíž paracorolla k žádnému prospěchu. I je pak otázka, z jakého hlediska ji můžeme hodnotiti, nemá-li pro biologii květu ceny? I zdá se nám být pravděpodobno, že tu spíše jde asi o vystupování vlohy organisační, o vystoupení snad vlohy pro vytváření dvojčepelných listů, snad vlohy fylogeneticky staré, která však řetězy jiných vloh, které se během fylogenetického vývoje druhu křížením přikombinovaly — se zatlačila, a která po odkombinování určitých vloh se opět na některých ústrojích, na př. na petalech květu objeví a dá pak vznik orgánu,

zde paracorolle. Není však zde zajisté účelem této práce, z analytické genetiky odhadovati a kritisovati z uvedených teorií o významu paracorolly tu či onu, nýbrž vedle prostého vyšetření dědičnostních poměrů ukázati na pouhou mechanickou zákonitou dějovou souvislost a parallelitu zjevnou v přírodě bezúčelně probíhajících.

Ku konci práce, první, která obsáhleji vyčerpává jen malou část našich pokusů s různými račami druhu *Mimulus*, jest mi milou povinností, s díkem vzpomenouti podpor, jak spolku „Svato-bor“, tak „České Akademie“ v Praze, jež mi k provedení nákladných kultur byly uděleny, jakož i přízně a laskavosti J. M. rektora university Karlovy, prof. Dra. B. Němce, s jakou již po řadu let jest nám možno v zahradách ústavu pro fyziologii rostlin naše pokusy systematicky prováděti.

V Praze, 30. května 1922.

Ústav pro fyziologii rostlin  
university Karlovy v Praze, Československo.

---

## Summary.

A Report of the biology and the genetics of the full blossomed plants.

By Arthur Brožek, Ph. Dr., Prague, Czechoslovakia.

This article deals with the hereditary circumstances of the paracorolla in the blossoms of the *Mimulus tigrinoides* plants. These cross breeding experiments began with a precursious cultivation of full blossomed lines of the *tigrinoides* race and of a precursious cultivation of the plain blossomed lines of the other race of the *rubinus*. The paracorolla consists of a few, narrow excrescences out of the inner surface of the tube and covers the filaments entirely, especially if it is developed to its full extend. The paracorollar excrescences are inverted to the surface of the petals with their inner surface. Slightly full blossomed plants have besides the blossoms with a paracorolla also plain ones. These types could be even kept in the open air by crossing as well as by autogamy, especially by the interference of bigger insects, just as well, as the normal types with plain blossoms. The most full blossomed plants can be kept only by artificial breeding for the reason that insects cannot fertilize them neither by crossing nor by autogamy. The pedigree culture of the full blossomed lines began in 1914 out of the F<sub>2</sub>-generation, in which among 24 plants there were 3 full blossomed plants. There were plants of various degrees of full blossom reared till 1917. Since that year there was found among them one line intensively full blossomed, which gave the rise to all the lines, that are being cultivated to the present day. Up to 1917 the blossoms of the lines were almost entirely yellow and some had mosaic patterns. But since 1917 all the lines have only almost yellow blossoms. The full blossoms of the plants of a slightly full blossomed line from 1915 are to be seen on the photos Nos 1—4 on the plate. Nos 5 and 6 are blossoms of a full race from the year 1919. The paracorolla and the filaments are well to be seen on the torn flowers. The lowest degree of the patterns is also to be seen in their petals. The selection of the lines, by which it was possible to rear the strongly and the slightly full blossomed lines, proves that the paracorolla is caused by a group of cumulating factors (P), even



if probably not very great, which determine its growth. The full blossomed lines developed most likely from hybrid plants by the loss of two other factors ( $A_1$ ,  $A_2$ ) in the course of the crossing, of which each for itself succeeds entirely or partly in subduing the various groups of factors for the paracorolla, if there are any. The pedigree lines and the formulas of them since 1914—1921 are to be seen on figure no. 1 in the essay (see pag. 35). Those marked with a star are the lines, from which the plants were used for crossing with the *rubinus* race in 1918 and 1919. The second race, which was used for the crossing, is the *quinquevulnerus-rubinus*. It is a race belonging to a different species, but to the same section of the *Eumimulus* Gray. The pure lines of this race bred out of a hybrid *rubinus* plant in 1913 and have been bred up to the present day. Since about 1917 there were dark yellow lines and pale yellow or yellowish white lines reared by selection. The former always had reddish brown spots, while the colour of the others was magenta. The blossom of the *rubinus* plant is to be seen on figures 7. and 8. of the table. The pedigree of these lines is on fig. 2 of the essay (pag. 37). The lines marked with the star contain the plants, which were taken for the crossing in 1918 and 1919. The flore pleno blossoms were not at all found in these lines since their origin. The reciprocal crossings *tigrinoides fl. pleno*  $\times$  *rubinus* gave a hybrid plant in 1919 and 1920, which was described by the author as *tigrinoides, hybrida* var. *Paulina* in 1921. This hybrid plant always has plain blossoms without a paracorolla, and besides it has on his petals spots of both parents in various degrees, forming a typical mosaic. This mosaic consists of two components, which don't mix together. The *tigrinoides*-component is usually visible only on the upper surface of the petal, whereas the *rubinus*-component is visible on both sides. It is the opinion of the author that the hybrid plant from 1865 of the *Vilmorin's* cultures in Paris was, if not the same, at least of a similar origin. Four  $F_2$ -generations were grown out in 1920 by autogamy from four plants of the two  $F_1$ -generations. There were always found among 16  $F_2$ -plants 1 plant, which had been more or less full blossomed. The relations, as they were found in these experiments, are to be seen in the table 4 (page 45). When we take in consideration that the *tigrinoides* race has not the  $A_1$ ,  $A_2$  factors, which subdue the

group of factors for the paracorolla (PP), we might indicate its constitution with:  $a_1 a_1 a_2 a_2 PP$ . The *rubinus* race is supposed to have both factors  $A_1, A_2$ , but it has not a group of factors PP. Its constitution is thus:  $A_1 A_1 A_2 A_2 pp$ . The hybrid plant var. *Paulina* has the following constitution:  $A_1 a_1 A_2 a_2 Pp$  and it cannot make a paracorolla, because it got  $A_1$  and  $A_2$  factors from its *rubinus* parent. The four blossoms from the four different  $F_1$  plants of var. *Paulina* are to be seen in the table on Nos 9, 10, 11 and 12. Their petals show the various degrees of mosaic patterns. The various  $F_2$ -genotypes from this hybrid type var. *Paulina* derived by autogamy of its blossoms are to be seen in table 3 in the essay (page 44). The ratio 15 plain: 1 full might be derived without difficulty from it. The same table shows that the only one  $F_2$  full blossomed plant will give a full blossomed  $F_3$ -family by autogamy of its blossoms. (See ratio 0:16; i. e. 0 plain: 16 full). The other plain blossomed  $F_2$ -plants will give either  $F_3$ -families consisting only of plain blossomed members, or  $F_3$ -families consisting of plain and of full blossomed ones. (See ratios 3 plain: 1 full and 15 plain: 1 full). In some of these  $F_3$  there will full blossomed plants more frequently (3:1) whereas the others will occur more rarely (15:1).

According to the constitution of  $F_3$  the  $F_2$  plants might be divided into three groups of phenotypes, with a frequency ratio 1:7:8. In this sense gave 22  $F_3$  families a ratio for  $F_2$  plants 2:7:13 experimentally. This ratio is in sufficient accordance with the theory (page 48, table 5). It was found that in the course of the crossing in  $F_2$  and  $F_3$  full blossomed lines in various degrees have been originated. The opinion of the author is that the reason of this phenomenon in these lines is a cumulation of the polymeric factors of the paracorollar group. On the contrary the subduing of the factors of this whole group ( $P$ ) is caused by two other factors ( $A_1, A_2$ ). The biological significance of the full blossoms in the *Mimulus* in the light of this Mendelian experiment is as follows. The hereditary conditions for the paracorolla could be inherited only by the aid of slightly full blossomed plants, though this quality disappears through the crossing with plain blossomed plants and transmits even in a latent state, because full blossomed plants cannot be fertilized by insects in the open air. The exceedingly full blossomed plants could be fertilized only when in the care of the breeder. For that reason

are the plants with the paracorolla scarce and rare phenomena. The full blossomed race does not thrive in the open air, because their stamens are hidden by the paracorolla. The greatest chance during the crossing is for the transferring of the pollen of plain blossoms to the full ones. The consequence of this condition is the entirely loss of the full blossoms in  $F_1$ . And then it must come to a periodical and regular reappearance of full blossomed plants by crossing or by autogamy of the  $F_1$  plants, or by crossing the  $F_1$  plants with the full blossomed race by a mechanical combination of the factors for the paracorolla, and of the subduing factors. These kinds of crossings might be also casually best done by insects in the open air. The biology of the full blossomed *Mimulus* plants has on the basis of Mendel's experiments the analogy with the experiments, which concern the inheritance of the heterostylism and tristylism in plants. Our experiments are being made in the Botanical Garden of the Physiological Institute of King Charles's University, Prague, Czechoslovakia in 1912—1921.

### Explication to the table:

Nr. 1. A blossom of the *Mimulus tigrinoides* fl. pleno of the slightly full blossomed line from 1915; — *Te*, 16g, 22h.

Nr. 2. A corolla of the blossom Nr. 1, torn along the tube between the upper petals with 4 normal stamens and a paracorolla.

Nr. 3. Another blossom of the *M. tigrinoides* fl. pl. of the same slightly full blossomed line from 1915; — *Te*, 16g, 26i.

Nr. 4. A corolla of the blossom Nr. 3, torn along the tube between the upper petals with 4 normal stamens and a paracorolla.

Nr. 5. A blossom of the *M. tigrinoides* fl. pl. of the most full blossomed line from 1919; — *Te*, 16g, 22h, 8d, 5a, 8c, 3a<sub>1</sub>.

Nr. 6. A corolla of the blossom Nr. 5; torn along the tube with 4 normal stamens and a paracorolla.

Nr. 7. A blossom of the *M. quinquevulnerus* plant from a pure, normal line, without a paracorolla from 1919; — 90, 66, 9b, 40a, 12d, 6d, 10a, 3b, 5c.

Nr. 8. A corolla of the blossom Nr. 7, torn along the tube with 4 normal stamens and an empty tube.

Nr. 9. A blossom of the hybrid plant var. *Paulina* (= *rubinus* × *tigrinoides* fl. pl.), plain, without a paracorolla and with a mosaic in a small degree from 1919; — (90, 66, 9b, 40a, 12d, 6d, 10a, 8b × *Te*, 16g, 22h, 8d, 27c, 6a<sub>1</sub>), 80e.

Nr. 10. A torn corolla of a plain blossom with a mosaic in a higher degree of a hybrid plant var. *Paulina* (*tigrinoides* fl. pl. × *rubinus*

nus) from 1919; — (Te, 16g, 22h, 8d, 5d, 19g × 90, 66, 9b, 40a, 12a, 6d, 10a, 10b), 167e.

Nr. 11. A torn corolla of a plain blossom with a mosaic of a hybrid plant var. *Paulina* (= *rubinus* × *tigrinoides* fl. pl.) from 1919 to a great extend; (90, 66, 9b, 40a, 12d, 6d, 10a, 8b × Te, 16g, 22h, 8d, 27c, 6a<sub>1</sub>), 14f.

Nr. 12. A plain blossom, with a mosaic of a hybrid plant var. *Paulina* (= *tigrinoides* fl. pl. × *rubinus*) from 1919 to a great extend; — (Te, 16g, 22h, 8d, 5d, 19g × 90, 66, 9b, 40a, 12d, 6d, 10a, 10b), 183e.

The photos of the blossoms are all of natural size.

### Výklad k tabulce:

Čís. 1. Květ rostliny *Mimulus tigrinoides* fl. pleno z linie slabě plnokvětě z r. 1915; — Te, 16g, 22h.

Čís. 2. Koruna květu č. 2, roztržená podél trubky mezi hořejšími petaly se 4 normálními tyčinkami a paracorollou.

Čís. 3. Květ rostliny *Mimulus tigrinoides* fl. pleno z linie slabě plnokvětě z r. 1915; — Te, 16g, 26i.

Čís. 4. Koruna květu č. 3, rozčísnutá se 4 normálními tyčinkami a paracorollou.

Čís. 5. Květ rostliny *M. tigrinoides* fl. pleno z linie maximálně plnokvětě z r. 1919; — Te, 16g, 22h, 8d, 5d, 8c, 3a<sub>1</sub>.

Čís. 6. Koruna květu č. 5, rozčísnutá se 4 normálními tyčinkami a paracorollou.

Čís. 7. Květ rostliny *M. quinquenervius-rubinus* z čisté linie, normální, bez paracorolly z r. 1919; — 90, 66, 9b, 40a, 12d, 6d, 10a, 5b, 5c.

Čís. 8. Koruna květu č. 7, roztržená podél trubky mezi hořejšími petaly, se 4 tyčinkami a prázdnou trubkou.

Čís. 9. Květ s mosaikovou kresbou, jednoduchý z rostliny *M.* var. *Paulina*, míšence *rubinus* × *tigrinoides* fl. pl. z r. 1919; — (90, 66, 9b, 40a, 12d, 6d, 10a, 8b × Te, 16g, 22h, 8d, 27c, 6a<sub>1</sub>), 80e.

Čís. 10. Rozčísnutá koruna květu s mosaikovou kresbou, jednoduchého *M.* var. *Paulina*, míšence *tigrinoides* fl. pl. × *rubinus* z r. 1919; — (Te, 16g, 22h, 8d, 5d, 19g × 90, 66, 9b, 40a, 12d, 6d, 10a, 10b), 167e.

Čís. 11. Rozčísnutá koruna květu s mosaikovou kresbou, jednoduchého *M.* var. *Paulina*, míšence *rubinus* × *tigrinoides* fl. pl. z r. 1919; — (90, 66, 9b, 40a, 12d, 6d, 10a, 8b × Te, 16g, 22h, 8d, 27c, 6a<sub>1</sub>), 14f.

Čís. 12. Květ mosaikové kresby, jednoduchý z rostliny *M.* var. *Paulina*, míšence *tigrinoides* fl. pl. × *rubinus* z r. 1919; — (Te, 16g, 22h, 8d, 5d, 19g × 90, 66, 9b, 40a, 12d, 6d, 10a, 10b), 183e.

Fotografie květů jsou všechny v přirozené velikosti.

### Literatura:

1. Broček A.: „Mosaikový míšenec *Mimulus tigrinoides* Hort., hybrida var. *Paulina* (var. nova).“ Biologické Listy. VII (1919) č. 8—12.
2. Broček A.: „Jednoduchý případ mendelovského dědění v kresbě květů dvou ras *Mimulus quinquevulnerus* Hort.“ Biologické Listy. VIII. (1921—22) č. 1.—2.
3. Vilmorin-Andrieux et Cie.: Les fleurs de pleine terre. I. Partie. Paris 1894.
4. G. Bentham-J. D. Hooker: Genera plantarum. London 1873—1876.
5. A. Gray: Synoptical flora of north America. Vol. II. Partie I. New-York. 1878.
6. Vilhelm J.: „Paracorolla v květech *Mimulus*.“ Rozpravy České Akademie. Ročník XXX., tř. II, čís. 1. (1920), Praha.
7. Čelakovský L. J.: „O významu a původu věnce (paracorolla) narcisovitých.“ Rozpr. Čes. Akad. Ročník VII, tř. II, č. 13.
8. W. Johannsen: „Elemente d. exakt. Erblichkeitslehre.“ Jena 1913. 2. vyd.
9. G. v. Ubisch: „Zur Genetik der trimorphen Heterostylie, sowie einige Bemerkungen zur dimorphen Heterostylie“ v „Biol. Zentralblatt.“ 41. sv. (1921), Nr. 2, pag. 88—96.
10. Bateson and Gregory: „On the inheritance of heterostylism in *Primula*.“ v „Proceedings of Roy Soc.“ B. Vol. 76. (1905), p. 581.

# Mendelismus und Medizin.

Von **G. P. Frets,**

Prosector an der Psychiatrischen Anstalt Maasoord Poortugaal  
bei Rotterdam.

Es ist von mendelistischer Seite öfters der Wunsch geäußert worden, daß Mediziner sich auf ihrem Gebiet mit mendelistischen Untersuchungen beschäftigen mögen.

Dieser Nachdruck ist begreiflich angesichts der Ergebnisse auf botanischem und zoologischem Gebiete. Aber daß er nötig ist, kommt auch daher, daß Erblichkeitsuntersuchungen beim Menschen und über Krankheit schwierig sind. Mendels Ausgangspunkt, sich zu beschränken auf Charaktere, welche eine sichere, scharfe Trennung zulassen, entschieden und deutlich hervortreten und nicht auf ein mehr oder weniger beruhen, trifft hier nicht zu.

Wie sehr es noch immer in Frage steht, welche Untersuchungen man anstellen kann, geht auch aus der Diskussion zwischen Castle und Pearl über Pearls Untersuchungen über die Fertilität von Hühnern hervor. Castle sagt<sup>1)</sup>: „no one has greater admiration than I for the masterly way in which he has analyzed the fundamental problems of genetics and the thorough and systematic way in which he has attempted their solution. I regret only that he has courageously attacked so complex a problem before certain simplex and more elementary ones had been solved. I felicitate myself only on having been content with a less ambitious program.“

Die Schwierigkeiten des Materials und der Probleme sind bei Untersuchungen über Erblichkeit beim Menschen groß. Es sind jetzt ziemlich viele Untersuchungen angestellt. Aber die Ergebnisse sind nicht immer sicher, und Fragen, welche am meisten interessieren, bleiben unbeantwortet. Wohl geht daraus im allgemeinen hervor, daß es auf diesem Gebiet auch spaltende Erblichkeit gibt.

<sup>1)</sup> American Naturalist. Vol. 50, p. 249, 1916.

In den letzten Jahren sind einige Arbeiten erschienen, welche eine etwas andere Fragestellung zeigen. Ich meine die Arbeiten Kahns und Hoffmanns aus dem Forschungsinstitut in München, an welche die klinische Arbeit Kretschmers<sup>1)</sup> anschließt. Auch die Arbeit A. Wimmers (1922) ist zu erwähnen. (S. 63.) Es ist von Interesse festzustellen, daß auch hier die Wichtigkeit der Problemstellung erkannt wird. Dabei erinnere ich an die Diskussion, welche in einer Sitzung des Münchener Instituts geführt würde und wo Rüdin gewissermaßen im Sinne Castles die Notwendigkeit betont, zunächst von möglichst einfachen, klinisch-genealogischen Versuchsbedingungen auszugehen.<sup>2)</sup>

In bezug auf diese Veröffentlichungen teile ich hier etwas von den Ergebnissen meiner Untersuchungen über die Kopfform mit.

1. Die Wahl der Erbfaktoren. Johannsen<sup>3)</sup>, anläßlich seiner Untersuchungen über brachy- und dolichosperme Bohnenrassen, schreibt: „Jedenfalls möchte ich aber betonen, daß es mir richtiger und einfacher erscheint, in erster Linie die absoluten Messungen, Längen, Breiten und andere Dimensionen anzugeben und zu bearbeiten. Wohl stehen alle solche Größen in Korrelation im gegebenen Organismus, aber bei den Messungen sind nicht direkt Korrekturen auszuführen, und die absoluten Messungen bilden ja doch die fundamentalen Fakta, auf welche die Forschung sich stützen soll.“ Für die Kopfform habe ich auch die Erbllichkeit der Kopflänge, der Kopfbreite und die des Index cephalicus gesondert studiert. Als dabei herauskam, daß Brachyzephalie dominant ist über Dolichocephalie<sup>4)</sup>, konnte klargelegt werden, daß der Index eine mendelnde Eigenschaft ist und daß nicht zugleich auch noch die Länge und die Breite des Kopfes als solche aufgefaßt werden können.

Dieser Gesichtspunkt gilt auch für die Erbllichkeit von Krankheiten. Rüdin u. a. untersuchten die Erbllichkeit von *Dementia praecox*. Auch hier kann man fragen, ob man die Erbllichkeit der Krankheit oder der einzelnen Eigenschaften untersuchen

<sup>1)</sup> Körperbau und Charakter. Springer 1921.

<sup>2)</sup> Aus den wissenschaftlichen Sitzungen der D. Forsch. Anst. f. Psych. in München. Z. f. d. g. N. Ps. Ref. Bd. 22, S. 119. 1920.

<sup>3)</sup> Arch. f. Rass. u. Ges. biol. 1907, S. 187.

<sup>4)</sup> Dies ist in der Liste von spaltenden Charakteren schon erwähnt, welche von Hurst aufgestellt ist in der ersten Mendel-Festschrift. Verh. Brünn. 1910.

muß. Tatsächlich untersuchte Davenport die Erbllichkeit von nomadism, violent temper u. a. Wenn dementia praecox eine mehr oder weniger einheitliche Krankheit ist, welche aufgebaut ist aus mehreren Eigenschaften und wenn sich bestätigt, daß die Krankheit rezessiv ist gegenüber Gesundheit, so glaube ich, daß man für die Krankheit und nicht für die Eigenschaften Erbfaktoren annehmen muß.

2. Allelomorphe Paare von Erbfaktoren und multipler Allelomorphism. Bei meinen Untersuchungen über die Erbllichkeit des Index cephalicus fand ich Brachyzephalie dominant über Dolichocephalie. Ich finde jedoch auch eine rezessive Form von Brachyzephalie, welche sich bezieht auf einen breiten und zugleich kurzen Kopf und welche öfter bei kleinen als bei großen Köpfen vorkommt. Erst suchte ich eine Erklärung durch Epistasie und Hypostasie (Bateson) oder multiple allelomorphism (Morgan) zu geben. Ich suchte also nachzuweisen, daß Macrobrachyzephalie, Dolychocephalie und Microbrachyzephalie eine Reihe von Eigenschaften bilden, von welchen die Faktor für Macrobrachyzephalie epistatisch ist über Dolichocephalie und über Microbrachyzephalie, die Faktor für Dolichocephalie epistatisch ist über Microbrachyzephalie und hypostatisch über Macrobrachyzephalie und schließlich die Faktor für Microbrachyzephalie hypostatisch gegenüber Dolichocephalie und Macrobrachyzephalie. Diese Annahme zeigte sich als unrichtig. So konnten nicht für alle Familien Erbformeln aufgestellt werden.

Durch das Studium des Wesens des Index cephalicus kam ich zu einer andern Lösung. Ich berechnete die Korrelationskoeffizienten der Kopfabmessungen und fand, daß Brachyzephalie auf zwei Weisen entsteht: 1. durch größere Breite und kleinere Höhe und 2. durch größere Breite und kleinere Länge. Ebenso Dolichocephalie: 1. durch größere Länge und kleinere Höhe und 2. durch größere Länge und kleinere Breite. Diese Formbewegung ist eine Äußerung von compensational growth. Bei großen Köpfen überwiegt die erste, bei kleinen die zweite Methode. Auf Grund dieser Befunde habe ich für die Erbllichkeit der Kopfform zwei von einander unabhängige allelomorphe Paare Erbfaktoren angenommen und mit Hilfe dieser zwei Paare kann ich die Erbllichkeit aller meiner Familien deuten.

Diesem Gedankengang muß man auch für die Erbformeln von Krankheiten folgen. Kahn nimmt für die Erklärung kli-



nischer Wahrnehmungen (Mischformen) an, daß es eine Hybride von manisch-depressiver Psychose und dementia praecox gibt. Auch Kretschmers Gedankengang bewegt sich in dieser Richtung. Man muß, meine ich, auch hier die verschiedenen erbtheoretischen Möglichkeiten aufstellen und konsequent an das Material prüfen.<sup>1)</sup>

A. Zirkuläres Irresein und dem. praecox bilden ein mendelndes Paar Erbfaktoren.  $M M \times P P = M. P.$  Man muß dann feststellen, ob die Heterozygoten dominant sind für manisch-depressiv oder intermediär. Eine Stütze für diese Annahme würde sein, daß Kretschmers Auffassung dahingeht, die Menschen in zwei große Gruppen der Zyclothymen und der Schizothymen aufzulösen.

B. Multipler Allelomorphism. Manisch-depressive Psychose kann ein mendelndes Paar bilden mit Dementia praecox, doch auch mit nicht-krank; ebenso dementia praecox mit nicht-krank. Wir haben dann drei Faktoren, welche sich auf einander beziehen. Manisch-depressive Psychose kann dann sein  $M M g g$ , auch  $M M G G$ , wenn manisch-depressiv epistatisch (dominant) ist über gesund. Gesund ist dann  $m m G G$  und dementia praecox  $m m g g$ . Dementia praecox, hier vertreten durch zwei hypostatische (rezessive) Faktoren, kann also keine Symptomen von der manisch-depressiven Psychose zeigen.

C. Wenn die klinische Wahrnehmung wirklich Mischformen aufweist, dann muß namentlich das Schema von selbstständigen allelomorphen Paaren untersucht werden. Man nimmt hier ein allelomorphes Paar Erbfaktoren an für manisch-depressiv und nicht-krank und auch für dementia praecox und nicht-krank, wobei also die Faktor nicht-krank gegenüber manisch-depressiv eine andere ist als die Faktor nicht-krank in bezug auf dementia praecox.

Wenn manisch-depressiv dominant ist über nicht-krank, so gilt die Formel  $M M$ . Wenn dementia praecox rezessiv ist gegenüber nicht-krank, so gilt für dem. praecox die Formel  $p p$ . Ist

<sup>1)</sup> Vgl. auch A. Wimmer. Sur la transmission héréditaire des maladies mentales, l'Encéphale. XVII., 1922, p. 129. Er schreibt p. 150: J'espère pouvoir ultérieurement m'occuper de la question, intéressante à la fois au point de vue clinique et hérédito-biologique, de l'apparition possible de deux ou plusieurs „genes“ morbides hétérologues chez un même individu, p. e.: la prédisposition à la folie maniaco-dépressive et à la démence précoce, avec un caractère d'apparence extérieure „intermédiaire“ c'est à dire une maladie mentale „combinée“.

ein Manisch-depressiver nicht-krank für dementia praecox, so ist seine Formel  $M M P P$ . Ebenso ist für dementia praecox die Formel  $m m p p$ . In diesem Schema sind „Mischformen“ möglich.  $M M P P \times m m p p$ , also manisch-depressiv  $\times$  dem. praecox gibt  $M m P p$ , d. h. heterozygot man. depressiv und heterozygot dem. praecox. Phaenotypisch also manisch-depressiv.  $M m P p \times M m P p$  geben neue Formen z. B.  $M M p p$  also eine Mischform: manisch-depressiv und dementia praecox nebeneinander; aber auch  $m m P P$ , d. h. aus zwei mehr oder weniger Kranken ( $M m P p$ ) geht ein vollständig gesundes Kind hervor. Auch erscheint aus dieser Paarung  $m m p p$ , d. h. ein Kind mit der Anlage in homozygoter Form für dementia praecox.

4. Multiple Faktoren. Polymerie. Das Vorkommen erblicher Variationen der manisch-depressiven Psychose und von Dementia praecox, d. h. von erblichen quantitativen Verschiedenheiten in der Ausbildung der psychischen Abweichung, wird es nötig machen, einige Faktoren für manisch-depressive Psychose, resp. dementia praecox, anzunehmen.

5. Reduplication (Bateson und Punnett). Crossing-over (Morgan). Kretschmer hat Eigenschaften am Körperbau festzustellen gesucht, welche für die manisch-depressive Psychose und für Dementia praecox charakteristisch sind. Er findet den asthenischen und den athletischen Typus namentlich bei Dementia praecox, den pyknischen Typus namentlich bei der manisch-depressiven Psychose. Er findet nun auch ein einzigesmal einen pyknischen Schizophren und einen asthenischen Zirkulären. Wenn man für den asthenischen Typus einen Erbfaktor annimmt und ebenso für den pyknischen, so wird man bei der Aufdeckung der Erblichkeitsbewegung dieser Körperbautypen auf Grund von den Korrelationskoeffizienten von asthenischem Typus und dementia praecox und von pyknischem Typus und manisch-depressiver Psychose, den Grad der Koppelung, resp. die Zahl der crossing-overs, feststellen können.

Bei der Unmöglichkeit, die Charaktere, mit welchen man es hier zu tun hat, scharf abzugrenzen, ist es klar, auf welchem schwierigen Gebiete man hier für die Erreichung sicherer Ergebnisse ist. Bloß im Lichte der Ergebnisse auf botanischem und zoologischem Gebiete und durchdrungen von den Schwierigkeiten des Materials, wird man hier etwas Selbständiges erreichen.

# Über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere.

Von **R. Goldschmidt** und **S. Minami** (Berlin-Dahlem).

Mit zwei Figuren.

---

Bekanntlich bezeichnet man als sekundäre Geschlechtscharaktere solche körperlichen Eigenschaften, in denen sich die beiden Geschlechter einer Art oder Rasse typisch unterscheiden. Das Studium solcher Charaktere gibt uns zwei Arten von Aufgaben auf, entwicklungsphysiologische und vererbungswissenschaftliche, die aber eng miteinander verknüpft sein können. Entwicklungsphysiologisch ist das Problem der Abhängigkeit der sekundären Geschlechtscharaktere von Hormonen der Gonade oder anderer innersekretorischer Organe. Vererbungswissenschaftlich ist die Frage nach der Verursachung der geschlechtlichen Differenzen. Vom Standpunkt des Genetikers wäre es nun die nächstliegende Idee, daß die sekundären Geschlechtscharaktere mit geschlechtsgekoppelten Genen (sex — linked), also solchen, die im X-Chromosom liegen, zusammenhängen. Tatsächlich kennen wir bisher solche Fälle nicht aus der Natur, wohl sind sie aber im Experiment hergestellt worden. So gibt es bei *Drosophila* mutierte Gene, die in den X-Chromosomen liegen und im 2 n Zustand beim ♀ einen stärkeren Effekt hervorrufen als im 1 n Zustand beim ♂. Auf die theoretische Bedeutung solcher Fälle werden wir später zurückkommen. In der Regel dürfte aber die genetische Konstitution eine andere sein, es dürfte sich um das handeln, was im englischen Sprachgebrauch als sex — limited von sex — linked unterschieden wird und was Goldschmidt als geschlechtskontrollierte Vererbung bezeichnet. Es handelt sich darum, daß beide Geschlechter die gleichen Gene für somatische Charaktere besitzen, daß aber die Tatsache des Vorhandenseins des einen oder anderen Geschlechts es bedingt, daß die betreffenden Charaktere sichtbar werden oder nicht: das Geschlecht kontrolliert die somatische Erscheinung.

Die Existenz dieser Vererbungsform wurde zuerst bewiesen, als Meijere die erste Analyse von unisexuellem Polymorphismus vorhandensein von einer Form von ♂ und mehrerer ♀-Formen *Papilio memnon* durchführte und zeigte, daß die phänotypisch verschiedenen ♂ die verschiedene genetische Konstitution besitzen, bei den ♀ die verschiedenen Formen, den Polymorphismus bedingt. Seitdem sind noch drei solche Fälle gründlich ausge-  
eitet worden: Fryer zeigte für den *Papilio polytes* mit seinen  
i Weibchenformen, daß es sich um verschiedene Kombi-  
onen von zwei Paaren mendelnder Faktoren handelt, die nur  
n ♀ einen phänotypischen Effekt hervorrufen. Goldschmidt  
Fischer führten eine entsprechende Analyse für den Perl-  
terfalter *Argynnis paphia* mit seinen beiden Weibchenformen  
ch, die durch ein Paar Mendelfaktoren bedingt sind und die  
suche von Gerould mit dem Zitronenfalter *Colias philodice*  
zwei Weibchenformen müssen die gleiche Interpretation  
en. Von anderen Fällen, wie dem des *Papilio dardanus*,  
en wir wenigstens einzelne Daten, die zeigen, daß die gleiche  
cheinung vorliegt.

In all den genannten Fällen ist das ♀ polymorph und  
♂ nicht, es unterdrückt also das Vorhandensein des männ-  
n Geschlechts das phänotypische Erscheinen der Folgen der  
chiedenen Genkombinationen. Es gibt nun auch Fälle, in  
n umgekehrt die ♂ polymorph sind. Bisher ist noch kein  
ger solcher Fall analysiert worden. (Wiederholte Versuche  
einen von uns wurden bisher stets durch Krankheiten der  
ten vereitelt). Aber es ist wohl kaum zu erwarten, daß dabei  
re Resultate erscheinen werden als im umgekehrten Fall.  
n ebenso gut, wie das Vorhandensein des männlichen Ge-  
chts auf bisher unerklärte Weise die Wirkung der Gene  
rdrückt, das Vorhandensein des weiblichen Geschlechts dies  
nicht tut, kann auch unter anderen physiologischen Voraus-  
ngen das umgekehrte der Fall sein.

Eine zweite Art, in das Wesen der Erscheinung einzu-  
gen, ist die, daß man Formen miteinander kreuzt, die sich  
ren sekundären Geschlechtscharakteren erblich voneinander  
scheiden und den Vererbungsgang der differenten Charak-  
feststellt. Die ersten Untersuchungen auf diesem Gebiete  
n die bekannten Kreuzungen gehörnter und hornloser Schaf-

rassen durch Wood, die dann von Bateson mendelistisch interpretiert wurden. Da aber in diesem Fall ein Einfluß der Gonade auf die Hornbildung vorliegt, so können diese Versuche nicht richtig interpretiert werden, bevor die Hormonenwirkung in die Versuche mit einbezogen ist, wie Goldschmidt schon früher (1920, 1) ausführte. Daher sind klare Resultate wohl nur bei Formen ohne innere Sekretion der Gonaden, wie Insekten, zunächst zu erwarten. Eine ausführliche Veröffentlichung auf diesem Gebiet liegt vor von Foot und Strobell, die zwei Wanzenformen *Euschistus servus* und *variolaris* kreuzten. Bei der letzteren Form hat das ♂ einen schwarzen Fleck auf dem Abdomen, das ♀ nicht. Bei *servus* fehlt der Fleck in beiden Geschlechtern. In  $F_1$  haben nur die ♂ einen Fleck, der also auf einem geschlechtskontrollierten dominanten Gen beruht. In  $F_2$  sind wieder die ♀ flecklos, die ♂ haben ihn zum Teil voll ausgeprägt, zum Teil fehlt er, zum Teil haben sie ihn in variierend unvollständiger Ausbildung. Es ist also in  $F_2$  eine geschlechtskontrollierte Mendelspaltung eingetreten; es fehlt aber noch die Zahlenanalyse, die zeigt, ob ein Paar oder polymere Gene in Betracht kommen. Goldschmidt (1920, 1 und 2) hat dann wieder auf solche Fälle hingewiesen, ohne nähere Daten zu geben und zwar handelt es sich hier bei dem Schwammspinner sowohl um männliche als auch um weibliche Geschlechtscharaktere. Die ♂ verschiedener Rassen können sich durch die Flügelfärbung unterscheiden, während die ♀ identisch sind. Goldschmidt konnte nun zeigen, daß nach Kreuzung eine einfache Spaltung beim ♂ stattfindet. Hier war nun aber auch die Möglichkeit gegeben, einen weiteren sehr wichtigen Nachweis zu führen. Bei der geschlechtskontrollierten Vererbung tritt ja beim ♀ die gleiche Spaltung in Bezug auf die fraglichen Gene ein wie beim ♂, sie wird aber nicht phänotypisch sichtbar. In dem vorliegenden Fall konnte nun die Richtigkeit dieser Annahme ad oculus demonstriert werden. Wenn ♀ von dispar intersexuell werden, so bedeutet das, daß sie trotz weiblicher genetischer Konstitution bestimmte männliche Charaktere nach bestimmten Gesetzen annehmen; zu diesen Charakteren gehört auch die Flügelfärbung. Wenn nun in einer intersexuellen Zucht, in der alle ♀ intersexuell werden, bei den ♂ eine Spaltung in der Flügelfärbung eintritt, so zeigen die intersexuellen ♀ genau die gleiche Spaltung. Durch den Eintritt der Intersexualität wird also hier beim ♀, nachdem die

weibliche „Kontrolle“ aufgegeben ist, die faktorielle Konstitution in Bezug auf Flügelfärbung auch phänotypisch sichtbar. Ein ganz analoger Fall konnte dann auch für einen weiblichen sekundären Geschlechtscharakter nachgewiesen werden. Die ♀ besitzen am Abdomen eine dichte Behaarung, die Afterwolle, mit der nach der Eiablage die Gelege bedeckt werden. Diese Afterwolle unterscheidet sich in ihrer Färbung bei verschiedenen Rassen und nach Kreuzung tritt eine Spaltung ein. Wenn nun ♂ intersexuell werden, so entwickeln sie ebenfalls Afterwolle und diese zeigt nun in ihrer Färbung die gleiche Spaltung wie beim ♀, also der entsprechende Fall wie bei der Flügelfärbung aber mit vertauschten Geschlechtern.

Zu diesen mehr allgemein gehaltenen, nur durch Inspektion des Materials gewonnenen Angaben Goldschmidts, sollen nun im Folgenden ein paar exaktere Angaben zugefügt werden, zunächst nur in Bezug auf die Vererbung der Färbung der Afterwolle.

Bei den verschiedenen Rassen des Schwammspinners finden sich Farben der Afterwolle von einem sehr hellen bleichen Gelb durch Gelb und Braun hindurch bis zu einem tiefen Grauschwarz. Von den bis jetzt untersuchten Rassen sind die norddeutschen Formen die dunkelsten. Das hellste Gelb wurde bei einer Rasse aus Spanien gefunden; gelb verschiedener Schattierungen findet sich dann bei süd- und mitteleuropäischen Rassen und ebenso bei allen untersuchten Südeuropäern. Die nordjapanische Rasse aber von Hokkaido steht etwa in der Mitte zwischen japanischen und deutschen Rassen. Im folgenden sind nun die Statistiken wiedergegeben für zwei Serien. Nämlich eine deutsche Rasse aus Schlesien mit dunkler Afterwolle und die japanische Rasse *japonica* X mit gelber Afterwolle; ferner eine Serie der Rassen Berlin und Kumamoto, die den gleichen Unterschied zeigen. Zur Untersuchung wurden sowohl die ♀ der reinen Rassen als der Bastarde einzeln in Bezug auf die Farbe der Afterwolle untersucht, die im Interesse der Feststellung der Variationsbreite in eine Anzahl Farbklassen eingeteilt wurde. Jedes Individuum wurde einmal nur mit bloßem Auge oder schwacher Lupenvergrößerung als Ganzes aufgenommen, sodann wurden von jedem Individuum Haarproben mikroskopisch untersucht. Beide Methoden sind allerdings nicht ideal. Am besten wäre es, die Farbe abgelegter Eischwämme festzustellen, aber das ist nur bei

umfangreichen Versuchen möglich, die eigens zu diesem Zweck angestellt wurden, bei denen jedes einzelne ♀ zur Eiablage gebracht wurde. Hier wurde aber das trocken aufbewahrte Zuchtmaterial von Goldschmidt benutzt; wie weit durch Verblässen der ursprünglichen Farbe dabei noch Fehlerquellen hinzukommen, steht nicht fest. Im Folgenden seien zunächst die Resultate in Tabellenform wiedergegeben: S. Tabelle 1.

### 1. Rassen Kumamoto und Berlin.

Nr.	R a s s e	I	II	III	IV	V	VI	Σ
X B 7	F <sub>1</sub> B × K	8	9	—	13	14	6	50
X B 13	F <sub>1</sub> K × B	2	3	—	3	—	5	13
Y B 7	F <sub>2</sub> (K × B) <sup>2</sup>	6	3	—	12	3	2	26
Y B 8	F <sub>2</sub> (B × K) (K × B)	2	1	—	7	2	—	12
Y B 9	F <sub>2</sub> (K × B) (B × K)	3	6	—	17	9	6	41
Y B 10	F <sub>2</sub> (B × K) <sup>2</sup>	—	5	—	—	—	—	5
Y B 15	Rückkr. (B × K) × B	—	2	3	14	34	26	79
Y B 16	„ B × (B × K)	3	7	1	14	23	23	71
Y B 17	„ (B × K) × K	3	8	—	—	—	—	11
Y B 18	„ (K × B) × B	—	4	—	1	3	9	17
Y B 19	„ B × (K × B)	—	4	—	5	20	25	54
Y B 20	„ (K × B) × K	3	3	—	2	—	—	8
	alle F <sub>2</sub>	11	15	—	36	14	8	84
	alle Rückkr. B B + B K	3	17	4	34	80	83	221
	„ „ K K + B K	6	11	—	2	—	—	19

Klasse I = gelb, II hellbraungelb, III dunkelbraungelb, IV grau, V dunkelgrau, VI dunkelschwarzgrau.

Kumamoto = Klasse I; Berlin = Klasse V und VI.

In der I. Serie sehen wir: 1. F<sub>1</sub> zeigt eine beträchtliche Fluktuation zwischen den elterlichen Werten. 2. Die Rückkreuzung vom Typus reine dunkle × heterozygote zeigen, wenn man der transgredierenden Variation der Heterozygoten Rechnung trägt, eine deutliche Spaltung 1:1. Die Rückkreuzungen vom Typus reine helle × heterozygote zeigen nur helle und intermediäre, wohl auch im Verhältnis 1:1. 4. Die F<sub>2</sub>-Zuchten zeigen eine deutliche Spaltung. Wenn man sie auf das einfache Mendelverhältnis 1:2:1 prüft, so sind etwas zu viele intermediäre, zu wenig helle und noch mehr zu wenig dunkle vorhanden. Die



2. Serie zeigt: In  $F_1$  ist die helle Färbung weitgehend dominant. 2. Die Rückkreuzung auf die helle Form läßt sich als Spaltung 1 : 1 auffassen. 3.  $F_2$  zeigt wieder eine deutliche Spaltung in helle, mittlere und dunkle. Auch hier sind die dunkeln nicht genau ein viertel, sondern etwas zu wenige. Ob dem aber eine wirkliche Bedeutung zukommt, bleibe dahingestellt. Die 3. Tabelle gibt nun die Resultate für Kreuzungen der Rassen Kumamoto und Fiume. Die letztere südeuropäische Rasse hat ebenfalls relativ helle, gelbbraune oder graubraune Afterwolle, ist also verschieden von den grauschwarzen Mitteleuropäern. Die Farbe ist hier als Klasse IV charakterisiert. In  $F_1$  ist der Fiumecharakter im wesentlichen dominant. In  $F_2$  haben wir eine Spaltung 72 : 28,

## 2. Rassen Schlesien und japonica X.

Nr.	R a s s e	Gelb	Dunkel- grau	Grau	Schwarz- grau	N
T 15	japonica X	13	3	—	—	16
D h	$J \times S$	16	14	—	—	30
D d	$S \times J$	7	1	—	—	8
$T_8$	$F_2 (S \times J)^2$	8	37	10	5	60
$T_7$	$F_2 (J \times S)^2$	28	44	10	—	82
$T_6$	$F_2 (S \times J) (J \times S)$	11	36	6	4	57
$T_{11}$	Rückkr. $J \times (S \times J)$	8	22	—	—	30
$T_4$	$F_2 (J \times S, S \times J)$	21	58	9	4	92
Alle $F_2$		68	175	35	13	291

48

was wohl als 3 : 1 aufgefasst werden darf. Rückkreuzungen auf die Fiume-Rasse sind nach Erwartung alle Fiume-ähnlich, (Klasse IV) Rückkreuzungen auf die Kumamoto-Rasse zeigen in einem Fall (X B 26) eine klare Spaltung 1 : 1, im anderen allerdings nicht. Es dürfte aber wohl in Anbetracht der Schwierigkeiten der Klassifizierung sicher sein, daß ein einfaches Mendel-verhältnis vorliegt.

Da die gelbe Rasse Kumamoto mit der braunen Fiume und grauschwarzen deutschen Rasse eine einfache Mendelspaltung ergibt, so haben wir wohl ein System multipler Allelomorphe vor uns, dem jedenfalls auch viele weitere Glieder angehören, da wir



Farben der Afterwolle kennen, die zwischen den hier untersuchten liegen. Wir haben also hier den interessanten Fall von multiplem Allelomorphismus innerhalb geschlechtskontrollierter Vererbung. Was das allgemeine Problem der Vererbung sekundärer Geschlechtscharaktere betrifft, so können wir jedenfalls sagen, daß in den untersuchten Fällen die Färbung der Afterwolle ganz oder vorwiegend auf der Anwesenheit eines einfachen Allelomorphenpaares beruht, das auch beim ♂ die gleiche Rekombination zeigen muß wie beim Weibchen, wie es die Vorstellung der geschlechtskontrollierten Vererbung verlangt.

### 3. F<sub>1</sub> — F<sub>2</sub> und Rückkreuzungen der Rassen Fiume und Kumamoto.

Nr.	Zucht	I	II	III	IV	V	VI	Σ
XB 39	(K × F) <sup>2</sup>	—	8	—	27	—	1	36
XB 43	(F × K) <sup>2</sup>	3	17	—	44	—	—	64
XB 17	(F × K) × K	—	4	3	13	—	1	21
XB 18	F × (F × K)	—	—	1	15	—	—	16
XB 25	K × (K × F)	—	4	—	34	—	—	38
XB 26	K × (F × K)	1	15	5	11	—	1	33
XB 29	(K × F) × F	—	—	12	44	—	—	56
XB 33	(F × K) × F	—	—	2	75	8	—	85
WB 31	K × F	—	2	—	15	4	3	24
WB 32	F × K	—	—	—	21	—	—	21
VB 4	Fiume	—	—	—	15	—	—	15

Tabelle 3: I = hellgelb, II = gelb, III = graugelb, IV = braun, V = grau, VI = grauschwarz.

Das Wesen der Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere als geschlechtskontrollierte Vererbung ist somit klar, soweit der Erbmechanismus in Betracht kommt. Schwierigkeiten ergeben sich erst, wenn die Frage aufgeworfen wird, was diese Geschlechtskontrolle nun eigentlich ist. Da ist zunächst die Möglichkeit einer rein mendelistisch-formalen Lösung zu erwägen. Eine solche versuchte bereits Goldschmidt vor längerer Zeit (1912). Er ging dabei von seinen Intersexualitätsversuchen und ihrer damaligen (seitdem modifizierten) Interpretation aus. Jene Versuche konnten so erklärt werden, daß es besondere Faktoren für die Bestimmung des männlichen und weiblichen Geschlechtes



Fig 1.

Erste Reihe links Eierschwamm der Rasse Kumamoto, rechts Bulin. Zweite Reihe  $F_1$ , 3. Reihe einige  $F_1$ -Schwämme; der 3. von links besteht aus zwei dicht aneinandergelagerten Geschwisterschwämmen, einem hellen und einem dunklen.

M und F gibt und ebenso besondere Faktoren für die Bestimmung männlicher und weiblicher sekundärer Geschlechtscharaktere, A und G. Jedes Geschlecht besitzt die Faktoren für beide geschlechtlichen Anlagen, und die Faktoren für Geschlecht und sekundäre Geschlechtscharaktere sind miteinander gekoppelt (im gleichen Chromosom gelegen). Bei weiblicher Heterogametie, also bei Schmetterlingen liegen die weiblichen Faktoren in einem Autosomenpaar, die männlichen Faktoren im X-Chromosom. Zwischen beiden besteht ein bestimmtes quantitatives Verhältnis, derart, daß zwei weibliche Faktoren über einen männlichen epistatisch sind ( $1 X = \text{♀}$ ), zwei männliche aber über zwei weibliche ( $2 X = \text{♂}$ ). Die Formeln der Geschlechter wären dann  $(FG)(FG)(MA)(ma) = \text{♀}$   $(FG)(FG)(MA)(MA) = \text{♂}$ . Wenn nun der Faktor G zu  $G_1$  mutiert, erhalten wir eine Form mit anderen weiblichen sekundären Charakteren, die nun mit der Stammform gekreuzt, ein einfaches Mendelverhalten zeigt, das aber wegen der epistatischen Verhältnisse nur im weiblichen Geschlecht

phänotypisch sichtbar wird. So erklären sich dann die verschiedenen Formen geschlechtskontrollierter Vererbung. Wie gesagt, mußte Goldschmidt diese Formulierung später wieder aufgeben. Einmal zeigt es sich, daß gesonderte Faktoren für primäre und sekundäre Charaktere nicht nötig sind, sondern die Geschlechtsfaktoren F und M allein das ganze Phänomen erklären. Sodann zeigte es sich, daß F nicht autosomal, sondern rein mütterlich vererbt wird, wodurch der Erbgang der geschlechtskontrollierten Vererbung nicht mehr in das Schema passen würde und schließlich ergaben die Untersuchungen von Fryer über die Vererbung des unisexuellen Polymorphismus Resultate, die nicht in das Schema paßten. So mußte die rein genetische durch eine entwicklungsphysiologische Interpretation ersetzt werden.

Neuerdings hat nun Bridges wieder den Versuch einer rein mendelistischen Erklärung der Vererbung sekundärer Geschlechtscharaktere gemacht, die im Wesentlichen die gleiche wie die alte Goldschmidt'sche nur mit einer etwas anderen Ausdrucksweise darstellt. Bridges geht von der bei *Drosophila* gefundenen Erscheinung der „deficiency“, d. h. des Fehlens von Teilen eines Chromosoms oder eines ganzen Chromosoms, aus. In solchen Fällen wurde beobachtet, daß verschiedene phänotypische Eigenschaften der Individuen verstärkt oder abgeschwächt erscheinen. Bridges sagt nun: Die Ausprägung eines jeden Außencharakters beruht auf Anwesenheit und Mitwirkung einer großen Zahl von Genen, von denen manche die Ausbildung des Charakters mehr fördern, andere sie hemmen und die man deshalb ganz einfach als Plus- und Minusmodifikatoren bezeichnen kann. Die typische Ausbildung eines Charakters hängt daher von einem bestimmten Gleichgewicht zwischen Plus- und Minusmodifikatoren ab. Fällt ein Chromosomenstück oder ein ganzes Chromosom aus, so wird dieses Gleichgewicht zugunsten der Minus- oder Plusmodifikatoren verschoben, je nachdem das fehlende Stück mehr von den einen oder andern enthielt. Beim 1 X—2 X-Mechanismus kann man nun auch sagen, daß im heterogameten Geschlecht ein X-Chromosom ausgefallen ist und damit das Gleichgewicht der Modifikatoren gestört ist, somit die Außencharaktere typisch verschieden sind. Geschlecht und sekundäre Geschlechtscharaktere beruhen auf einem bestimmten Gleichgewicht zwischen den Modifikatoren in den Autosomen einerseits und den X-Chromosomen anderseits. Dieses Gleichgewicht ist natürlich verschieden im

1 X- und 2-X-Zustand, und den Ausdruck dieser Verschiedenheit nennen wir die Geschlechtscharaktere. Bei weiblicher Heterogametie liegen im X-Chromosom die Modifikatoren, die nach der männlichen Seite ziehen, in den Autosomen die, die nach der weiblichen Seite ziehen.

Man erkennt ohne weiteres, daß hier nur eine andere Formulierung der alten Goldschmidt'schen Auffassung vorliegt. Goldschmidt spricht von Faktoren F und G in den Autosomen und M und A in den X-Chromosomen, Bridges von Plus- und Minusmodifikatoren, die nach der männlichen resp. weiblichen Richtung ziehen und genau ebenso (bei weiblicher Heterogametie) auf X Chromosomen und Autosomen verteilt werden. Goldschmidt spricht von einer relativen Potenz resp. von Epistase der männlichen und weiblichen Gene, Bridges von einer „Balance“. Goldschmidt läßt 2 F über 1 M und 2 M über ein F epistatisch sein, Bridges sagt, daß bei Wegfall von einem X zu wenig M-Modifikatoren da sind, um den F-Modifikatoren das Gleichgewicht zu halten.

Es scheint uns nun, daß die Bridges'sche Variante der Goldschmidt'schen Hypothese ebenso wenig ausreicht, die sekundären Geschlechtscharaktere rein genetisch zu erklären. Die Erscheinungen der geschlechtskontrollierten Vererbung bereiten schon unüberwindliche Schwierigkeiten; noch mehr aber die Erscheinung der Intersexualität von *Lymantria dispar*. Denn hier erscheinen beim gleichen Individuum, also der gleichen genetischen Situation erst die geschlechtlichen Differenzierungen eines Geschlechtes, um sich dann von einem bestimmten Augenblick an in das andere umzuwandeln. Es müßten also Modifikatoren in Wirksamkeit treten, die gar nicht da sind.

Tatsächlich dürfte es überhaupt nicht möglich sein, die Kontrolle der phänotypischen Erscheinung durch das Geschlecht genetisch zu erklären. Es handelt sich vielmehr, wie Goldschmidt vielfach hervorhob, um ein entwicklungsphysiologisches Problem. Es ist allerdings im Augenblick kein Weg sichtbar, wie dies bei Insekten mit ihrer scharf determinierten Entwicklung gelöst werden könne. Vielmehr sind wir auf Analogieschlüsse angewiesen, und zwar solche von den Wirbeltieren. Für die höheren Wirbeltiere, besonders die Säugetiere, steht es fest, daß viele morphogenetische Vorgänge von einer endokrinen Funktion abhängen, und zu diesen gehört auch die Entfaltung der sekun-

dären Geschlechtscharaktere, wie allgemein bekannt ist. Daher haben für die Säugetiere Tandler und Groß schon lange den Schluß gezogen, daß die sekundären Geschlechtscharaktere als Erbcharaktere zu betrachten sind, die mit den Hormonen der Gonade reagieren, von ihnen beeinflusst werden. Bei den Insekten gibt es nun derartige Hormone nicht. Goldschmidt war aber gezwungen, um die Tatsachen der Intersexualitätsversuche zu erklären, den Analogieschluß zu ziehen, daß die geschlechtsbestimmenden Gene eine Reaktion bedingen, die als die Produktion der spezifischen Hormone geschlechtlicher Differenzierung aufzufassen ist. Bei den Insekten ist diese Produktion nicht zentralisiert, sondern findet zwangsläufig als Konsequenz der Erbbeschaffenheit bei der Befruchtung in jeder Körperzelle statt. Genau wie bei den Säugetieren wären also auch hier sekundäre Geschlechtscharaktere solche, die von den Hormonen des entgegengesetzten Geschlechtes unterdrückt werden und umgekehrt. Geschlechtskontrolliert werden aber solche Gene vererbt, die, ganz allgemein gesprochen, mit den Hormonen eines Geschlechtes reagieren, denen des anderen aber nicht.

Was bedeutet das nun, mit den Hormonen des einen Geschlechtes reagieren? In vielen Fällen mag dies ebenso sein wie bei den Wirbeltieren: Beschleunigung oder Hemmung von Wachstumsprozessen und Ähnlichem, wie es bei den typischen sekundären Geschlechtscharakteren vorliegt. Etwas schwieriger aber liegt der Fall bei solchen geschlechtskontrolliert vererbten Charakteren, wie es etwa die verschiedenen Weibchenformen bei eingeschlechtigem Polymorphismus sind. Hier handelt es sich ja oft um solche Unterschiede (etwa weiße und gelbe Flügelfarbe), die gewöhnlich einfach mendelistisch ohne Geschlechtskontrolle vererbt werden. In solchen Fällen mag die Geschlechtskontrolle nichts anderes sein, als eine Folge einer zufälligen (und erblichen) entwicklungsphysiologischen Situation. Nehmen wir einmal an, wir hätten eine Form mit weißen ♂ und gelben und weißen ♀. Die gelbe Färbung beruht auf einem Mendelfaktor A, die weiße auf seinem Allelomorph a. Beide Geschlechter zeigen also in  $F_2$  Individuen der Konstitution  $AA + 2 Aa + aa =$  das bedeutet drei gelbe ♀: 1 weißem ♀, während alle ♂ phänotypisch weiß sind. Die Bildung des gelben Pigments sei nun ein Vorgang, der ziemlich langsam fortschreitet und mindestens die Zeit  $t$  braucht, um zum Ziel zu führen, während die weiße Färbung schneller

vor sich geht. Wenn nun das ♂ eine Entwicklungszeit hätte, die kürzer ist als  $t$ , so könnte es unmöglich gelb werden, auch wenn es genetisch AA ist, hätte aber das ♀ eine Entwicklungszeit, die größer ist als  $t$ , so würde A natürlich phänotypisch bemerkbar werden. Wir können die Situation in dem folgenden Schema zum Ausdruck bringen (Fig. 2). Auf der Abszisse tragen wir die Entwicklungszeit ab;  $t$  ist die Zeit, nach der erst die Gelbfärbung „reif“ ist. Die Ordinate gibt uns die fortschreitende entwicklungsgeschichtliche Differenzierung des

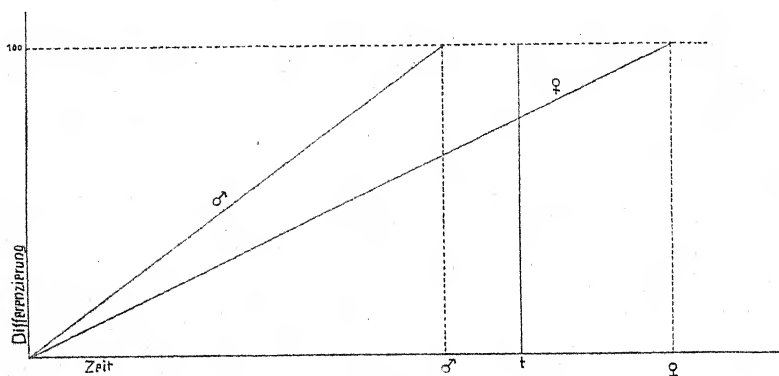


Fig. 2.

Individuums, die auf der Höhe 100 abgeschlossen ist. Das ♂ entwickelt sich schnell — die steile Entwicklungskurve — und ist fertig, bevor die Linie  $tt$ , der Zeitpunkt für die chemische Möglichkeit der Entstehung von Gelb erreicht ist. Das ♀ entwickelt sich langsamer — die flachere Entwicklungskurve — die die Linie  $tt$  schneidet, womit bei entsprechender Faktorenkonstitution die Möglichkeit der Entstehung von Gelb gegeben ist. Läge tatsächlich ein solches entwicklungsgescheitliche System vor, dann könnten wir den allgemeinen Ausdruck: „A reagiert mit den weiblichen Hormonen, nicht mit den männlichen“ durch die konkrete Vorstellung ersetzen, daß die weiblichen Hormone langsamere Entwicklung bedingen, die allein die entwicklungsgescheitliche Möglichkeit für Sichtbarwerden von Gelb ergibt. Wir behaupten nicht, daß dies die richtige Erklärung im Einzelnen ist, denn dazu fehlen bisher die Grundlagen. Was wir zeigen wollten, ist vielmehr, daß sehr einfache ent-

wicklungsphysiologische Vorstellungen hier zum Ziel führen können, wo die rein mendelistischen Fassungen versagen.

### Zitierte Literatur.

- Bateson, W. (1909) Mendelism, London.
- Bridges, C. B. (1922) The origin of variations in sexual and sex — limited characters. Amer. Natur. 56.
- de Meijere, J. C. H. (1910) Ueber Jacobsons Züchtungsversuche. Ztschr. f. ind. Abstl., 3.
- Foot, K. und Strobell, E. C. (1914) Results of crossing *Euschistus variolarius* and *Euschistus servus*. J. Linn. Soc. 32.
- Fryer, J. C. J. (1913) An investigation by pedigree-breeding into the polymorphism of *Papilio polytes*. Phil. Trans. R. Soc. 204.
- Gerould, J. H. (1911) The inheritance of polymorphism and sex in *Colias philodice*. Amer. Natur. 45.
- Goldschmidt, R. (1912, 1) Erbliehkeitsstudien an Schmetterlingen. I. Ztschr. f. induct. Abstl. 7.
- (1912, 2) Bemerkungen zur Vererbung des Geschlechtspolymorphismus. Ibid. 8.
- (1920, 1) Untersuchungen über Intersexualität, Ibid. 23.
- (1920, 2) Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung, Bornträger, Berlin.
- und Fischer, E. (1922) *Argynnis paphia-valesina*, ein Fall geschlechtskontrollierter Vererbung. Genetica.
- Tandler, J. und Grosz, S. (1913) Die biologischen Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere. Springer, Berlin.
- Wood, T. B. (1906) Note on the inheritance of horns and face color in sheeps. Journ. Agr. Sc.
-

## Einige Aufgaben der Phänogenetik.

Von **V. Haecker**, Halle a. S.

In den allerersten Jahren der Mendelforschung konnte die Ansicht entstehen, daß der einzelnen äußeren (expliziten) Eigenschaft des fertigen Organismus jeweils eine einzige Erbeinheit zugrundeliegt und daß sich also umgekehrt die Spaltungen und neuen Verbindungen der „Anlagen“ unmittelbar im Erbgang der äußeren Eigenschaften widerspiegeln. Auch die mehrfach abgestuften Eigenschaften, deren einzelne Phasen untereinander „mendeln“, konnten in dieses Schema eingefügt werden, indem man als Grundlagen dieser Phasen verschieden abgestufte Zustände oder Mutationen einer und derselben Erbeinheit (multiple Allelomorphe) annahm. Indessen forderten mancherlei Ergebnisse sehr bald eine Ergänzung dieser einfachen Vorstellungen. Außerordentlich rasch setzte sich die Lehre durch, daß viele Eigenschaften, die sogenannten zusammengesetzten Charaktere, erst in Erscheinung treten, wenn mehrere Erbeinheiten verschiedener Art zusammenwirken, und daß andere Eigenschaften in verschiedenen Intensitätsabstufungen zur Entfaltung kommen, je nachdem eine kleinere oder größere Zahl von gleichsinnig wirkenden Erbeinheiten zusammentrifft (Polymeriehypothese). Andererseits wurde erkannt, daß viele Erbeinheiten sich nicht bloß in einer, sondern in verschiedenen Eigenschaften und Organen auswirken können, und so ergab sich für die Zusammenhänge zwischen den äußeren Eigenschaften und den unsichtbaren Anlagen ein immer komplizierteres Bild, in welchem sich die verschiedensten Systeme von kon- und divergierenden Wirkungslinien in mannigfaltigster Weise durchkreuzen und durchflechten. Daß es trotzdem bei einigen Formen, so vor allem bei *Drosophila* und *Antirrhinum*, gelang, eine sehr große Zahl von scharfgesonderten Erbeinheiten auszusondern, wird immer als ein Meisterwerk analytischer Forscherarbeit betrachtet werden, auch zu einer Zeit noch, wenn sich alle unsere heutigen Vorstellungen als zu eng und einseitig herausgestellt haben.



Aber soweit auch die Kreuzungsanalyse gelangt ist, schließlich sind es doch nur zwei inkommensurable Größen, die auf diese Weise in Beziehung zu einander gesetzt wurden: die sichtbaren, meßbaren oder in ihren physiologischen Wirkungen: irgendwie faßbaren Eigenschaften des werdenden und fertigen Organismus auf der einen Seite und die zunächst rein hypothetischen, unsichtbaren Erbinheiten, Faktoren oder Gene. Man könnte ja, um eine Vorstellung von ihrem Zusammenhang zu gewinnen, das Bild gebrauchen, daß sie im Verhältnis einer verwickelten mathematischen Funktion zu einander stehen, aber damit ist für das kausale Verständnis nichts gewonnen, und wir sind vor der Hand in der Lage eines Mannes, der die Handgriffe an der elektrischen Schalttafel kennt und der genau weiß, welche Flammen aufleuchten werden, wenn er diesen oder jenen Griff drückt, dem aber die Kenntnis der technischen und physikalischen Zusammenhänge vollkommen abgeht.

Man hat nun gemeint, in der Chromosomentheorie der Vererbung und speziell in der Morgan'schen Lokalisierungshypothese endgültig den Schlüssel gefunden zu haben, mit dem die Türe in dieses dunkle Gebiet der Zusammenhänge geöffnet werden könnte, aber abgesehen von manchen erheblichen Schwierigkeiten, die auf rein cytologischem Gebiet diesen Annahmen gegenüberstehen, wird die Kluft zwischen äußeren Eigenschaften und unsichtbaren Anlagen keineswegs überbrückt. Denn es bleibt die Frage ungeklärt, auf welche Weise nun eigentlich die materialisierten Gene während der Ontogenese die Entfaltung der einzelnen äußeren Eigenschaften bewirken. Auch die Annahme, daß von den Chromosomen bestimmte enzymatische Wirkungen ausgehen, hilft nicht wesentlich weiter: sie stellt allerdings einen erkenntnistheoretisch wichtigen Schritt dar, insofern dadurch der Anschluß an Vorstellungen angebahnt wird, die sich auf andern Gebieten gut begründen lassen, aber jeder Versuch, von dieser allgemeinen Annahme aus eine „Erklärung“ der Zusammenhänge zwischen Genen und Merkmalen im Einzelnen zu geben, muß in den allerersten Anfängen stehen bleiben.

Ein Weg, der auf diesem Gebiete weiter zu führen vermag, ist durch die entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse oder Phänogenetik gegeben. Speziell auf dem Gebiet der Vererbungs- und Rassenlehre ist mit der

Phänanalyse, d. h. mit der morphologischen, histologischen und physiologischen Untersuchung der im fertigen Zustande bestehenden Rassenunterschiede, zu beginnen. Sodann wird rückläufig, und zwar deskriptiv sowohl, als auch womöglich experimentell, die Entwicklung der verschiedenen Varianten einer und derselben Eigenschaft bis zu dem scheinbaren Gabelpunkt oder der phänokritischen Phase verfolgt, d. h. bis zu demjenigen Entwicklungsstadium, in welchem mit Hilfe der jetzigen Methoden erstmals eine Divergenz in der Entwicklung der Varianten zu beobachten ist (Phänogenetik im engeren Sinn). Das ideale Ziel ist natürlich die Feststellung des wirklichen Gabelpunktes, d. h. derjenigen Entwicklungsphase der Keimzellen selbst, in welcher ein verschiedenes strukturelles oder chemisches Verhalten der Varianten erstmals nachweisbar ist.

Daß es nicht zu gewagt ist, auch heute schon an die Erreichbarkeit dieses Zieles zu denken, darauf habe ich schon öfters hingewiesen. Die Fortschritte in der Chemie der Pflanzenfarbstoffe, die durch Conklin's Arbeiten begründete Aussicht, die Rechts- und Linkswindung der Schneckengehäuse auf irgendwelche physiologisch-chemisch faßbaren, schon in den Keimzellen wahrnehmbaren Asymmetrien intra- oder intermolekularer Art durchzuführen, sowie die Feststellung eines direkten oder indirekten Zusammenhanges zwischen einzelnen Riesenwuchsformen und der Chromosomenzahl kann hier angeführt werden.

Man könnte auch auf die zweifellosen Beziehungen hinweisen, die bei vielen Tieren zwischen der geschlechtlichen Differenzierung und dem chromosomalen Dimorphismus der Gameten bestehen. Scheint es doch hier gelungen zu sein, nicht bloß den scheinbaren, sondern den wirklichen, in den Keimzellen gelegenen Gabelpunkt in der Entwicklung der beiden „Geschlechtsrassen“ festzustellen. Indeß ist es ja fraglich, ob hier überhaupt ein direkter kausaler Zusammenhang besteht, und ob nicht die Geschlechtschromosomen, statt wirkliche Geschlechtsbestimmer zu sein, nur einen Index für die bereits durch andere Merkmale bewirkte Geschlechtsbestimmung darstellen. Aber auch wenn diese Kernelemente tatsächlich die eigentlichen „geschlechtsbestimmenden Faktoren“ mit sich führen würden, so könnte es sich doch nur um auslösende Agentien handeln, sie würden nur in alternativer Weise entscheiden, in welcher Richtung sich eine schon vorhandene Bipotentialität geltend macht.

Dagegen wird schwerlich jemand behaupten wollen, daß in den Geschlechtschromosomen die Gesamtheit der Erbeinheiten für sämtliche primäre und sekundäre Geschlechtscharaktere, also für häufig hochkomplizierte, adaptative, ihrer ganzen Natur nach den eigentlichen Artcharakteren sich nähernde Eigenschaften lokalisiert sind. Eine wirkliche phänogenetische Erklärung der geschlechtlichen Differenzierung ist jedenfalls durch die Ermittlung der Geschlechtschromosomen noch nicht gegeben, etwa in der Weise, wie die Verschiedenheit der Blütenfarben bei genauerem Eindringen in den allgemeinen Zellchemismus, die Asymmetrien der Schnecken durch den chemisch-physikalischen Nachweis asymmetrischer Moleküle oder Molekülgruppen, und möglicherweise Größenunterschiede bestimmter Art durch verschieden große Chromosomensätze erklärt werden könnten.

Im ganzen ist es der speziellen, mit den einzelnen Eigenschaften sich befassenden Phänogenetik noch nirgends gelungen, den scheinbaren Gabelpunkt bis zu den Keimzellen zurückzuschieben. Vermutlich wird sie dies am ehesten bei solchen Eigenschaften erreichen, die auf gleich gerichteten Abänderungen sämtlicher oder der meisten Zellen des Organismus beruhen und demgemäß die morphologischen oder physiologischen Verhältnisse nicht einzelner Organe, sondern mehr oder weniger den ganzen Körper betreffen (extreme Körpergrößen, Anomalien des Eiweißstoffwechsels)<sup>1)</sup> und welche ich als euryödrisch<sup>2)</sup> den auf Spitzen- und Kleinorgane (Extremitäten, Haare, Federn u. s. w.) lokalisierten akroödrischen Merkmalen gegenüberstellen möchte. Doch sind, wie wir sahen, auch hier nur erste Ansätze zu verzeichnen.

Trotzdem also die spezielle Phänogenetik ihr Endziel noch nirgends erreicht hat, ist das auf den verschiedensten Gebieten gewonnene Material jetzt schon ausreichend, um die Formulierung einer ganzen Anzahl von Thesen, Fragestellungen und Aufgaben allgemein-phänogenetischer Art zu gestatten.

Welches Einzelgebiet man auch phänogenetisch in Angriff nimmt, diejenige Frage, welche sich immer sofort aufdrängt, ist die nach der relativen Einfachheit oder Komplexität der bei der Entfaltung einer Eigenschaft zusammenwirkenden

<sup>1)</sup> Über weit. Zusammenhänge, Pflüg. A., 181, 1920, S. 151.

<sup>2)</sup> ἑὸς = Sitz.

Entwicklungsvorgänge. Schon ohne entwicklungsgeschichtliche Untersuchung, also bei rein phänanalytischer Betrachtung treten hier starke Gegensätze hervor. So ergibt sich z. B. aus den histologischen Verhältnissen der Vogelfedern ohne weiteres daß der schwarzen Farbe eines Raben oder Minorkahuhnes eine geringere Zahl von entwicklungsgeschichtlichen Faktoren zu Grunde liegen muß, als dem Schieferblau der Felsentaube, dem Grün- und Beryllblau des Eisvogels oder gar dem glänzenden Lackblau des Cotinga<sup>1)</sup>. Verfolgt man bei entwicklungsgeschichtlich faßbaren Rassenmerkmalen diese Unterschiede genauer, und berücksichtigt man auch die Erbliehkeitsverhältnisse, so ergibt sich unmittelbar die entwicklungsgeschichtliche Vererbungsregel, wonach einfach-verursachte, ausgesprochen autonome (auf Selbstdifferenzierung beruhende) Entwicklung mit klaren Mendel'schen Spaltungserscheinungen, komplex-verursachte, durch Korrelationen gebundene Entwicklung mit unübersichtlichen Erbliehkeitsverhältnissen verbunden ist. Soweit sich „einfach-verursacht“ mit „unifaktoriell“ und der Begriff der komplex-verursachten Merkmale mit den Bateson'schen compound characters deckt, sagt ja der Satz nur Bekanntes aus, aber die Merkmale der zweiten Gruppe umfassen ein wesentlich weiteres Gebiet, als mit dem Bateson'schen Begriff gemeint ist. Sie schließen auch diejenigen Eigenschaften in sich, d. e, wie Größe und Scheckung, durch eine Anzahl gleichgerichteter, sei es homo-, sei es heteropolymerer Faktoren bedingt sind, und bei welchen vielfach Vererbungsvorgänge auftreten, die am einfachsten als unreine Spaltung zu deuten sind; ferner sind einbegriffen heterophäne Habitus- und Konstitutionsformen, d. h. Zustände erblicher Art, die am ganzen Organismus oder in einer größeren Zahl von Körpervhältnissen in mannigfaltigen, z. T. individuell wechselnden Anomalien und Symptomen zutage treten und einen unregelmäßigen, unübersichtlichen Vererbungsmodus aufweisen; endlich sind hieher zu rechnen mosaikartig gegliederte Eigenschaften besonders flächenhafter Organe, wie z. B. die Schmuck-

<sup>1)</sup> Es dürfte sicher sein, daß die einfacheren blauen Federfarben polyphyletisch als Hemmungsbildungen (durch Wegfall der gelben Lipochrome) aus Grün hervorgegangen sind. Vermutlich konnten sie wenigstens in einigen Fällen dadurch den Charakter von Schmuckfarben erhalten, daß gleichzeitig eine entsprechende Weiterbildung des Sehapparates und Nervensystems des Weibchens stattgefunden hat.

zeichnung eines männlichen Gold- oder Amherstfasans. Andererseits gehören nicht dazu solche Eigenschaften, welche an und für sich zweifellos komplex-verursacht sind, die aber doch, weil im wesentlichen nur eine, und zwar die den Entwicklungsprozeß abschließende Komponente variabel ist, wegen einfach mendelnden Verhaltens der letzteren der Spaltungsregel folgen (pseudokomplexe Eigenschaften). So sind bei der primären Längsstreifung der Wirbeltiere<sup>1)</sup> zwei Hauptkomponenten zu unterscheiden: einerseits eine bestimmte Wachstumsordnung der Epidermis, die wohl in den meisten Wirbeltiergruppen als uraltes Erbgut in jedem einzelnen Individuum zu Recht besteht, andererseits die besonderen physiologischen Bedingungen, auf Grund deren in den „Hauptwachstumslinien“ der Haut eine Pigmentierung auftritt und auf diese Weise den sonst nicht erkennbaren Wachstumsrhythmus als Längsstreifung manifestiert. Da diese superponierte Komponente anderen Erfahrungen zufolge einfacher Art ist und daher der Mendel'schen Regel folgt, so gilt dies, wenigstens bei Hühnern und Schweinen, auch für die Längsspaltung überhaupt.

Die beiden phäno-genetischen Haupttypen, die ausgesprochen einfache und die entschieden komplexe Verursachung, sind aber nicht bloß verschiedenen Modis der Vererbung zugeordnet, sondern sie decken sich auch im großen Ganzen mit einigen anderen, der Rassen- und Vererbungsforschung geläufigen Begriffspaaren. Speziell für die einfach-verursachten Merkmale kann jedenfalls gesagt werden,<sup>2)</sup> daß es sich zum großen Teile um ausgeprägte Rassenmerkmale handelt, die durch weite Verbreitung (Ubiquität i. w. S.), durch mutativen Ursprung und dadurch, daß sie keine Bedeutung für die Lebensfähigkeit des Individuums oder einen mehr oder weniger degenerativen Charakter haben, gekennzeichnet sind (z. B. totaler Albinismus) und im Gegensatz stehen zu den eigentlichen Artmerkmalen, welche eine artlich begrenzte Verbreitung, eine mehr kontinuierliche Entstehungsweise und einen adaptativen Charakter besitzen (z. B. Schmuckfärbungen und komplizierte Federzeichnungen). Zwischen beiden Gruppen stehen die „speziesbildenden“

<sup>1)</sup> Über umkehrbare Prozesse, Berlin (Bornträger), 1922, S. 25; Einfach-mendelnde Merkm., Genetica, 4, 1922, S. 206.

<sup>2)</sup> Ü. weit. Zus., S. 157 ff.; Ü. umkehrb. Proz., S. 21 ff.: Allg. Vererbungsl., 3. Aufl., S. 311 ff.

Merkmale (z. B. die einzelnen Typen des partiellen Albinismus). Auch ein gewisses Maß von Reversibilität ist mit der einfachen Verursachung verbunden, d. h. es kann u. U. eine Mutation wieder in den Typus der Stammform, von dem sie ausgegangen war, zurückschlagen.<sup>1)</sup> Auf diesem Gebiet liegen die Ausnahmen vom Dollo'schen Gesetz von der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung.<sup>2)</sup>

Der leicht degenerative Charakter, welcher zahlreichen mutativ auftretenden Rassenmerkmalen anhaftet, hängt noch mit einem anderen Verhältnis zusammen: wie wohl die meisten Forscher annehmen, sind fast alle rassenmäßig auftretenden sprunghaften Abänderungen Verlust- oder Defektmutationen. Es ist eine der Hauptaufgaben der Phänogenetik, zu untersuchen, inwieweit diese Auffassung zutrifft. Damit berührt sich sehr nahe die Frage nach der Natur und Wirkungsweise der aus kreuzungsanalytischen Ergebnissen erschlossenen Hemmungs- oder Lethalfaktoren. Es handelt sich hier um begriffliche Gebilde, die zum großen Teil noch ganz nebelhafter Natur sind, und es ist daher zu versuchen, von allgemein physiologischen Gesichtspunkten aus einen Weg für die phänogenetische Erforschung ausfindig zu machen und so auch auf diesem Gebiet die Mendel-Philosophie in eine Mendel-Physiologie zurückzuverwandeln.<sup>3)</sup>

Wie alle vorhin genannten Verknüpfungen und Unterscheidungen nur relative Gültigkeit haben, so kann es speziell auch vorkommen, daß einfach-verursachte, mutativ entstandene Merkmale, die bei einer Anzahl von Arten als Rassenmerkmale ohne biologische Bedeutung da und dort in Erscheinung treten, an verschiedenen Orten des Stammbaumes als konstante „nützliche“ Artcharaktere fixiert wurden. Hat eine solche Fixierung schon in sehr frühen Phasen der Phylogenese zu wiederholten Malen stattgefunden, so konnten solche als Parallelbildungen aufgetretenen Eigenschaften zu dauernden Attributen mehrerer in der Gegenwart scharf getrennter

<sup>1)</sup> Üb. umkehrb. Proz., S. 34.

<sup>2)</sup> Ähnliches nimmt die moderne Atomlehre an. Die im Innern des Atoms stattfindenden elementaren Vorgänge und die durch solche bedingten äußeren Erscheinungen sind durchwegs umkehrbar. Nichtumkehrbarkeit kommt durch Komplikationen, durch Zusammenwirkung mehrerer Atome zustande.

<sup>3)</sup> Vererb. Einzelfr., Z. ind. Abst., 32, 1923.

Familien, Ordnungen oder gar Klassen werden, also ohne daß die betreffenden Entwicklungspotenzen bereits bei gemeinsamen Vorfahren manifest geworden waren. In der Tat weisen, wie ich an anderer Stelle<sup>1)</sup> gezeigt habe, alle Familien-, Ordnungs- oder Klassencharaktere, für die ein solches selbständiges Auftreten an verschiedenen Stellen des Stammbaumes wahrscheinlich gemacht werden kann, oder bei welchen der Verdacht eines solchen besteht, eine verhältnismäßig einfache entwicklungsgeschichtliche Verursachung auf, „es liegen ihnen nämlich entweder Aenderungen der Wachstumsordnung flächenhafter oder zylindrischer Organe und damit im Zusammenhang stehende Erscheinungen, wie Faltenbildungen, Ausstülpungen, sprungweise Vermehrung oder Verminderung metamerer Bildungen usw. zu Grunde, oder es spielen, wie dies bei rassenmäßigen Parallelvariationen die Regel ist, retrogressive Vorgänge, durch den Ausfall einzelner Entwicklungsprozesse bedingte Hemmungs- oder Defektbildungen eine Rolle“. Ersteres dürfte z. B. für die Schwanzbildungen bei verschiedenen Schmetterlingsfamilien (Papilioniden, Uraniiden) gelten und ebenso für manche bei niederen Fischen auftretenden Organisationsverhältnisse (Exversion des Vorderhirns, vor- und rückseitige Ausbildung der Valvula cerebelli, wechselnde Zahl der Kiemenpalten), die wegen ihres Vorkommens in verschiedenen Gruppen und in verschiedenen Kombinationen für die Stammbaumforschung von Interesse sind, und die, wenn die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse die Möglichkeit eines polyphyletischen Ursprungs nahelegen, natürlich für die Phylogenetik in ganz anderem Lichte dastehen, als wenn die Entwicklungsgeschichte eine solche Annahme ausschließt. Hier kann die entwicklungsgeschichtliche Forschung noch manche Dienste leisten, wie überhaupt die kennzeichnenden Merkmale der systematischen Gruppen höherer Ordnung noch ein dankbares Arbeitsfeld für die phänotypische Untersuchung bilden.

Wir kehren zurück zu dem hauptsächlichsten Objekt der Mendelforschung, zu den Rassenmerkmalen. Alle rassenmäßigen Variationen haben ihre letzte entwicklungsgeschichtliche Grundlage in der Pluripotenz der Organismen, bezw., soweit sie als Parallelvariationen vorkommen, in der Paripotenz der zu

<sup>1)</sup> Festschr. f. R. Wiedersheim, 1923.



einem Verwandtschaftskreis gehörigen Arten. Die Pluripotenz bzw. Paripotenz äußert sich in zwei Richtungen: einmal im Auftreten von Keimesvariationen, die bedingt sind durch die Fähigkeit des Keimplasmas, „aus einem erblich fixierten, verhältnismäßig stabilen, insbesondere auch aus dem „typischen“ Gleichgewichtszustand unter besonderen Bedingungen in andere, nur in wenigen Punkten verschiedene, zum Teil weniger stabile Gleichgewichtszustände überzuspringen oder überzugleiten“, andererseits in der Fähigkeit embryonal gebliebener Zellen (Urzellen), unter der Wirkung äußerer Reize dieselben Entwicklungspotenzen in nicht-erblicher Form zur Entfaltung zu bringen, welche bei Abänderung des Keimplasmas als erbliche Variationen manifest werden können. Theoretisch sind dabei alle Übergänge möglich zwischen wirklichen Keimesvariationen und nicht-erblichen Somavariationen, soweit es sich um die oben gekennzeichneten euryëdrischen Eigenschaften handelt. So könnte die Verdoppelung der Chromosomenzahl, die mutmaßliche Ursache bestimmter Riesenwuchsformen, schon in den Gameten gegeben sein, sie könnte aber ebensogut durch irgendwelche Reize erst im befruchteten Keim, bei einer der Furchungsteilungen oder auch in embryonal gebliebenen Zellen späterer Entwicklungsperioden hervorgerufen werden, und das Gleiche könnte für die Abänderungen des Zellchemismus gelten, durch welche Stoffwechselanomalien allgemeiner Natur bedingt sind. Solange überhaupt noch nicht-differenziertes Zellmaterial vorhanden ist, wird in solchen Fällen eine Umstellung des Keimplasmas, eine Weckung latenter Potenzen möglich sein, und so weit dabei Keimbahnzellen betroffen werden, werden die manifestierten Eigenschaften auch einen erblichen Charakter haben können. Im allgemeinen wird allerdings, soweit unsere Erfahrungen reichen, für jede Reizsorte und für jede Abänderung eine „sensible Periode“ anzunehmen sein.

Auf dem Gebiete der Pluri- und Paripotenz berühren sich nun offenbar die entwicklungsmechanische und die phänogenetische Forschung aufs Engste mit ihren Aufgaben: Erstere ermittelt auf experimentellem Wege die Reaktionen, welche das pluripotente Keimplasma auf bestimmten Entwicklungsstadien bei der Wirkung bestimmter Reize zeigt, und kann dabei den Schatz an virtuellen Potenzen für die einzelnen Spezies fest-



stellen, letztere untersucht auf deskriptivem oder experimentellem Wege die Entwicklung der natürlich vorkommenden und experimentell erzeugten Varianten und sucht die Divergenz der Entwicklungslinien auf rassenmäßige Verschiedenheiten des Keimplasmas zurückzuführen. Namentlich die mehrfach genannten euryödrischen Eigenschaften gewähren den beiden Forschungsrichtungen die Möglichkeit, in konzentrischem Vorgehen die besondere Frage nach dem Zusammenhang zwischen erblich bedingten und den ihnen äußerlich gleichartigen, aber experimentell hervorgerufenen Bildungen<sup>1)</sup> zu untersuchen und damit auch zur weiteren Klärung des Problems der Vererbung erworbener Eigenschaften beizutragen.

Es ist bekannt, daß die einzelnen Variationen nicht bei allen Arten eines Verwandtschaftskreises gleich häufig beobachtet werden. Das kann natürlich mit der absoluten Individuenzahl der betreffenden Spezies oder mit Schwierigkeiten der Materialbeschaffung zusammenhängen, andererseits kann aber auch nicht bezweifelt werden, daß tatsächlich Unterschiede in der relativen Häufigkeit vorkommen. Daß z. B. die einzelnen Typen der Scheckzeichnung bei den verschiedenen Haussäufern verschieden häufig auftreten, ist wohl ohne weiteres zuzugeben, und das Gleiche dürfte für den totalen und partiellen Abinismus der wildlebenden Vögel gelten. Inwieweit auch die auf Pluripotenz beruhenden Somavariationen bei den einzelnen Arten eines Verwandtschaftskreises leichter oder schwerer durch künstliche Reize hervorgerufen werden können, darüber liegen anscheinend noch wenig Angaben vor. Doch deuten einige Ergebnisse der Standfuß'schen<sup>2)</sup> Vanessa-Versuche derartiges an. Es ist eine der Aufgaben der Phänogenetik, auch in dieses Gebiet tiefer einzudringen und u. a. zu untersuchen, inwieweit etwa einzelne ausgeprägt spezifische Charaktere epigenetisch, sei es hemmend oder fördernd, die Entfaltung bestimmter virtueller Potenzen beeinflussen.

Damit berühren wir bereits das Hauptarbeitsgebiet der Phänogenetik, die gleich im Eingang erwähnten verwickelteren Zusammenhänge, die zwischen Erbeinheiten und äußeren Eigen-

<sup>1)</sup> Vgl. auch H. Krieg, Naturw. Woch., Bd. 21, 1922, S. 220.

<sup>2)</sup> Denkschr. Schweiz. Ges. Naturw. 1898, S. 10.

schaften bestehen.<sup>1)</sup> Was zunächst die Frage der multiplen Allelomorphen anbelangt, so hat bezüglich der Farbenrassen der Vögel schon die phänanalytische Untersuchung zu einigen Ergebnissen geführt, die, obgleich noch keine abgeschlossenen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen vorliegen, deutlich zeigen, daß die auch in der Praxis übliche Dreigliederung schwarz rot-gelb zunächst nichts mehr als ein vorläufiges Schema darstellt. So ergab sich z. B., daß beim Bankiva-Huhn und bei den ähnlich gefärbten rebhuhnfarbigen Italienern zwischen den beiden Hauptformen der Melanine, den dunkelfarbigten „Eumelaninen“ und den rostfarbigten und rötlichgelben „Phäomelaninen“, in der Größe und Form der Pigmentkörner und im Verhalten gegenüber Lösungsmitteln keine scharfen Grenzen bestehen, daß aber bei hochgezüchteten Farbenrassen, ähnlich wie bei den Tauben, eine scharfe Teilung auftritt (Ladebeck). Jedenfalls scheinen bei den Vögeln mindestens zwei verschiedene Melaninbildungsschemismen mit- und gegeneinander zu wirken, und diese Auffassung wird dadurch bestätigt, daß, wie eingehende Untersuchungen der geographischen Unterarten verschiedener Vogelspezies zeigen, die Eumelanine durch Wüsten- und Steppenklima, speziell durch die geringe relative Luftfeuchtigkeit, die Phäomelanine durch kaltes Klima in anscheinend kontinuierlich-idiokinetischer Weise beeinflußt werden (Görnitz). Auch hier stoßen wir auf die oben berührte Frage nach dem Verhältnis zwischen Rassen- und Artmerkmalen.

Bei Säugern ist besonders die Frage von phänogenetischem Interesse, inwieweit die gelbe Stufe eine gewisse chemisch-physiologische Selbständigkeit besitzt gegenüber den dunklen Stufen, und wieweit sie als Manifestation einer ausgesprochen pleiotropen Erbinheit, somit als Einzelsymptom eines bestimmten Habitus (Flavismus, Isabellismus) anzusehen ist (s. u.).

Daß das Gebiet der zusammengesetzten Charaktere ein weites Arbeitsfeld für die Phänogenetik bildet, braucht kaum hervorgehoben zu werden. Manche neuartige, nicht ganz dem Schema folgende Verhältnisse treten dabei zu Tage. So ergab-

<sup>1)</sup> Ich beziehe mich hier größtenteils auf die Arbeiten meiner Schüler Pernitzsch (A. m. A. 82), Schnakenbeck (Z. i. A. 27), Keitel (Z. ges. An. I, 67), Spöttel (Z. Jb. 38), Ladebek (Z. i. A. 30), Görnitz (Berajah), Dyckerhoff (Z. i. A.).

die Untersuchung der Rassenunterschiede der schwarzen und albinoiden Axolotl, daß bei der Entstehung der schwarzen Farbe sowohl die koralen als die epidermalen Pigmentzellen je mit einem eigenartigen Vermehrungsmechanismus beteiligt sind, und daß normalerweise beide Prozesse korrelativ verbunden sind, weshalb in der Regel in  $F_2$  vollkommen klare Spaltungsverhältnisse zutage treten, daß aber doch, wie aus den histogenetischen Befunden zu entnehmen ist, bei Heterozygoten die Korrelation eine deutliche Lockerung aufweisen kann (Schnakenbeck). Vermutlich hängen damit die Unregelmäßigkeiten in der Vererbung irgendwie zusammen, welche bei Rückkreuzungen auftreten.

Eine den zusammengesetzten Charakteren nahe verwandte Gruppe bilden die polymer bedingten Eigenschaften, die auf das Zusammentreffen gleichsinnig wirkender Faktoren zurückgeführt werden. In der Regel pflegt man heute noch nicht zu unterscheiden zwischen gleichsinnig, gleichartig und gleich intensiv wirkenden (homopolymeren) und gleichsinnigen, aber in Bezug auf ihre qualitativen und quantitativen Wirkungen ungleichwertigen (heteropolymeren) Faktoren. Hier kann die phänogenetische Methode eine genaue Unterscheidung der beiden Fälle ermöglichen, wenn auch allerdings vielleicht schon aus der Beschaffenheit (Ein- oder Mehrgipfligkeit) der Variationskurve gewisse Rückschlüsse gezogen werden können. Wenn die mathematisch-statistischen Untersuchungen der Ergebnisse von Nilsson-Ehle und G. H. Shull nicht in allen Fällen eine Übereinstimmung mit der Theorie ergeben haben,<sup>1)</sup> so mag dies vielleicht daran liegen, daß bald homo-, bald heteropolymere Faktoren im Spiele sind.

Pleiotrope oder polyphäne Erbinheiten sind solche, die gleichzeitig mehrere Eigenschaften beeinflussen. Aufgabe der Phänogenetik ist es, festzustellen, inwieweit Eigenschaften, die bei der Vererbung regelmäßig verbunden erscheinen, tatsächlich selbständige Ausstrahlungen (Radiationen) einer und derselben Erbinheit bilden, bzw., wie man zu sagen pflegt, durch festgekoppelte Gene bedingt sind, oder inwieweit einzelne von ihnen epigenetisch, auf Grund einer echten Korrelation, durch die Entwicklung einer anderen direkt gen-bedingten Eigenschaft beeinflusst sind. Nun hat sich aber bei der phänogenetischen

<sup>1)</sup> Bernstein und Faust, Zeitschr. ind. Abst. 28, 1922, S. 295—323.

Untersuchung in zunehmendem Maße herausgestellt, daß auch solche Eigenschaftsabänderungen, die auf den ersten Anblick scheinbar ganz einfacher und einheitlicher Natur sind, fast immer begleitet sind von weniger auffälligen, erst bei genauer Untersuchung hervortretenden histologischen und physiologischen Abänderungen. So kann bei melanistischen Schmetterlingen die abnorme Pigmentierung mit Abänderungen im morphologischen Bau der Schuppen Hand in Hand gehen (Dyckerhoff). Der totale Albinismus der Nager und Vögel ist in mehr oder weniger ausgeprägter Weise mit anderen Eigenschaften, so mit einer allgemeinen Lebensschwäche, geringer Widerstandskraft gegen äußere Reize und besonders gegen Infektionen, nicht selten auch mit Defekten morphologischer Art verknüpft. Ähnliches gilt für den Flavismus der Mäuse, den Isabellismus der Pferde, die Rothhaarigkeit des Menschen. Beim albinoiden Axolotl ist die bei der normalen dunkeln Rasse bestehende Korrelation zwischen den epithelialen und bindegewebigen Teilen des Auges aufgehoben (Keitel). Da auch die Lebenskraft der hellen Rasse wenigstens in frühen Larvenstadien abgeschwächt ist, so kann man hier bereits von einem Status oder Habitus albinoidicus reden.

Damit kommen wir zu einem weiteren, außerordentlich dankbaren Arbeitsgebiet der Phänogenetik. Speziell für den Albinismus des Menschen ist bekannt,<sup>1)</sup> daß er in einzelnen Familien phänotypisch scharf vom Normalzustand unterschieden und, abgesehen von Nystagmus, mit keinerlei anderen Anomalien verbunden ist, und daß er dann offenbar als rezessives Merkmal der Spaltungsregel folgt. Diesen Fällen eines autonomen Albinismus stehen andere gegenüber, in denen der Albinismus als eine korrelativ gebundene, auf allgemein degenerativer Grundlage herausgewachsene Abweichung auftritt, und in welchen also von einem Habitus albinoticus (Raynaud) gesprochen werden kann. Es ist zu vermuten, daß sich bei genauer Untersuchung solcher Fälle keine klaren Spaltungen, sondern unregelmäßige Erbliehkeitsverhältnisse herausstellen werden. Ähnliche Gegensätze zwischen dem autonomen, durch regelmäßige Spaltungen gekennzeichneten Auftreten und dem korrelativ gebundenenen, habitusartigen und mit undurchsichtigen Erbliehkeitsverhältnissen verbundenen Vorkommen scheinen auch für die menschliche Polydaktylie und einige

<sup>1)</sup> Einf.-mend. Merkmale, S. 202 ff.

andere Anomalien zu gelten. Durch enge Verknüpfung genealogischer und kreuzungsanalytischer Untersuchungen mit entwicklungsgeschichtlicher Forschung wird festzustellen sein, ob auf dem Gebiet der menschlichen und tierischen Anomalien derartige Gegensätze auch sonst bestehen und inwieweit zwischen autonomen, rein spaltenden Fällen und habitusähnlichem Vorkommen kontinuierliche oder auch abgestufte Übergänge die Brücke bilden. Auch wird weiterhin zu prüfen sein, inwieweit bei habitusartigem Auftreten Polyhybridismus eine Rolle spielen kann, oder ob nicht die verschiedenen Erscheinungsformen eines Habitus oder Status allein schon dadurch erklärt werden, daß eine und dieselbe pleiotrope Erbinheit in schwächeren und stärkeren Wirkungsstufen auftreten und dementsprechend, gewissermaßen stoß- oder quantenweise, in der Ontogenese bald nur eine, bald eine verschieden große Zahl von Entwicklungslinien oder Zellgebieten beeinflussen kann, womit Anklänge an die Vorstellungen über die Wirkung multipler Allelomorphe und an Goldschmidt's Valenzhypothese gegeben wären.

Damit berühren wir bereits ein Gebiet intra- und interkeimplasmatischer Beziehungen, das erst dann aufgeheilt werden kann, wenn es der phänogenetischen Untersuchung gelingt, tatsächlich bis zu den Keimzellen selber vorzudringen. Daß aber schon auf dem Wege dahin eine Menge von Problemen liegen, die mit Aussicht auf Erfolg entwicklungsgeschichtlich in Angriff genommen werden können und deren Behandlung für die Vererbungsforschung von größtem Interesse sein muß, hoffe ich im Vorhergehenden gezeigt zu haben.

Eines dürfen wir gewiß jetzt schon sagen: Die Mendel'sche Entdeckung hat nicht bloß auf Mendel's ureigenstem Feld, in der Vererbungslehre, und ebenso in den nächstverwandten Gebieten der Geschlechtsbestimmungs-, Variations- und Artbildungslehre unwälzend gewirkt, ihre ungeheueren wissenschaftliche Tragweite zeigt sich gerade darin, daß sie auch auf scheinbar weit entfernt gelegene Wissenschaften, wie die Entwicklungsgeschichte, einen befruchtenden Einfluß ausgeübt und sie auf neue Bahnen hingewiesen hat.

## Twenty years of Genetics.

By **A. C.** and **A. L. Hagedoorn** (Haarlem).

---

Twenty years since Mendel's work has come to light again, and all that time we have had his discovery as a key to open doors upon doors, that we had grown accustomed to see locked we have had his paper as a model of true scientific simplicity, clarity, and brevity, his work as an example of how much a man of an analytic, lucid turn of mind can do with the sober means at his disposal. What have we done with this clue which Mendel left us?

To say that this discovery is one of the most fundamental single discoveries in the field of Biology, and to say it here, is worse than trite. This is what all of us Geneticists have been saying continually, from the time we numbered ten, up to the time when we counted our numbers in hundreds. Rather than add one more variant to this theme, we want to do a little surveying, we want to try and see what we Geneticists have done with this clue.

The greatest value of Mendel's work, and of the discoveries based directly upon it, has been claimed both for Biology, to which a new, promising branch, Genetics has been added, and for the practice of plant and animal breeding. Today we want to try, as impartially as Geneticists can be, to see just a little of what we have accomplished in both fields, especially in the latter.

As in every new science, that has been saved from threatening stagnation by the discovery of an illuminating new principle, the tendency in Genetics has been to view with impatience any attempt to use the rapidly accumulating facts for synthetic work, for the testing and changing and construction of biological theories.

„More data“ has been the device under which we worked, „the time for theorizing has not come yet“. And more data we certainly have seen accumulate. There is a great satisfaction in doing this work, in analyzing differences between plants, in disentangling genetic factors, not the least so, if one can feel that

by so doing one adds his little brick to the edifice of science, or helps to compile the data, from which, a little later, the new scientific breeder will be able at will to make up wonderfully useful new plants, new animals. This satisfaction, that lies in adding data, certainly has been enjoyed by a good many workers, so much so, that a few of us have wondered, whether it would not be useful to pile up this mass of building material, and whether it would really be presuming to much to start building a little, so that we would find out, whether we really would need so many bricks, all of one kind. A few Geneticists have actually dared to start building, Bateson, Bauer, Johannsen, Morgan, and the results have been very satisfactory, not the least for the reason, that, only by trying to coördinate the mass of facts we need for our theories, can we discover, where they fall short, and can we try to divert a little of the energy of the bustling crowd into newly opened channels of research.

Why is it, that so few of the hundreds of experimenters now in the field, come anywhere near producing work, that can be compared with Mendel's? What do we lack that Mendel possessed? We think we may, on this occasion be excused for giving our personal explanation. It has repeatedly been pointed out, that the handicap, under which Mendel worked, his isolation, the sober means at his disposal, showed his greatness. And some of us have asked themselves, what such a man would have been able to accomplish, if he had at his disposal the equipment of one of our modern Institutes for Genetic research, a well equipped library, a staff of trained assistants, if all other work, all other care, had been taken off his shoulders, so that he would have been free to devote all of his ten hours a day to pure research.

Even at the risk of being misunderstood on a day like this, when we come together to honour the man who laid the foundations of our science, we venture to believe, that it is partly due to these very circumstances, which must look like handicaps to the patrons of our Institutions, that Mendel was enabled to do what he accomplished.

From experience we know, that for scientific work of a certain type, the first requirements are to be personally in intimate touch with the work in hand in all its aspects, and to be free, absolutely free to choose one's problems, to work as little and as much as one's work requires, being responsible only to

oneself and for oneself, free to start new work and drop it. In these respects Mendel was ideally situated.

There are times in the life of every free lance in science, especially when we reach the limit of our resources of equipment and especially of time, when we long for more assistance, for funds. But speaking for ourselves, every time we have made our choice, when we have selected the most important work which we can hope to bring to an end ourselves, when we have either found another way to economize, or have succeeded in obtaining a little money that entails no obligation but the work itself, we do enjoy our freedom. And it appears to us that, if we could look into the hearts of those of our fellow geneticists who have kept free for the work in hand, or who, after such freedom, are now working in some institution, with plenty of assistance and plenty of material resources of every kind, we would find several, who would confirm our ideas about Mendel's apparent handicaps.

We are not belittling the importance of organized research. It is evident, that some workers in this field of Genetics have a considerable ability to organize and direct the work of juniors, and whose own work suffers hardly at all in the process. In the development of every science, only very few individual workers care to do the kind of work of which results can not be predicted, but which may open up new avenues of research. Between the work of workers of this kind the field needs to be filled in, new discoveries must be fully tested and correlated, all possibilities must be tried. This is where organization in science can be useful, captains of science can be hired to avoid duplication of work, to see to it, that lacunae are filled out. Of course, in any case, organization of any kind is an effective brake on originality. But to scientists caught in the cogs of an organization, scientific or otherwise, Mendel's example stands out as an instance of what can be accomplished in one's little garden with the slenderest of means. They have always this outlet for their originality, this work in private garden or private little breeding room outside of office hours.

A very remarkable situation has grown in some countries. Funds, originally intended to be used for the endowment of the scientific work of many individual workers, tend to be absorbed by a few institutions, in which one, or a few workers with a flock of assistants enjoy, to the very limit of the funds in hand,



those advantages which money can confer upon scientific work. If quantity of work is considered, such efficiency of scientific organization as can be obtained by coöperation of the right kind of workers, is surprising to individual workers.

Apart from pure science, Genetics is now a subject which has obtained a place on the curriculum of a great many teaching institutions. Only very recently Genetics has been recognized as a science by itself by a considerable number of Universities; in very many instances it is looked upon as a branch of zoölogy or Botany, something closely connected with Cytology. The reason for this is, that, up till recently, the scientists interested in Genetics, and doing most of the experimental work, have been Biologists who had already specialized as Botanists or Zoölogists. This has been a great drawback, which is only slowly being overcome. It is evident, that the mere collecting of facts can safely be trusted to the specialists, in fact, only by applying yourself to one or two subjects mainly, one can hope to do the work of genetic analysis at all well. And so one man may devote half his life to corn, or to mice, or flies, or wheat. Such work furnishes the foundations for all theories in Genetics. So long as these specialists do not try to construct theories about variation or evolution out of their own facts entirely, they do very much good and no harm. And yet, to do a little plantbreeding, if a Zoölogist, or for a Botanist to work out a few problems with animals is very, very beneficial. The best theoretical work in Genetics has always been done by those authors, who either themselves worked both with plants and animals (Darwin, Bateson, Baur), or who at least took both Botanical and Zoölogical evidence into account (Wagner, Johannsen, Emerson).

In the majority of instances, in which Genetics is being taught to students, it has been included in the curriculum because of its value for the practice of breeding. In most Agricultural universities Genetics is now taught, generally split into Plantbreeding and Animalbreeding. After the very first work, which showed, that the inherited factors, differentiating organisms, are always distributed over one half of the number of germcells of each plant or animal that obtained them from only one parent, and when it became apparent, that, what at first was called „Mendelian inheritance“ was not one mode of inheritance, but indeed universal, it was pointed out, practically simultaneously by several authors,

that this fact enabled us to put the work of plantbreeding and animalbreeding upon a definite and scientific basis.

On every side breeding experiments with cultivated plants and with domestic animals were started, Biologists began to coöperate with practical breeders, partly to obtain data, to learn, partly, or rather mainly, to teach. As in the minds of the majority of lay people this application of Genetics to practical life is its chief justification, and as patrons of science have generously acted upon this belief, it appears important briefly to examine the relations, between breeders and Geneticists.

We assume, that practical breeders have a great interest in Genetics or at least should have it, and that we Geneticists can learn a good deal from the breeders. But in the first place we have all discovered, that it is very difficult, both for Scientists and for practical men, to appreciate each other's attitude, to get into touch.

In what points are Genetics and breeding comparable, and how do they differ?

Both breeders and Geneticists produce a great number of animals and plants. They observe their own results and those of others, and from these observations they draw generalizations. To the scientist these abstractions are the sole object, or ought to be. The breeder is mainly interested in the organisms themselves, he wants to improve a breed, to produce new forms. Sometimes, but not by any means always, he is only interested in the profit in money, that will come to him if he succeeds. In both classes we have specialists and we have people whose interest goes farther, people who try to bear in mind all the results of the different specialists, and draw their generalizations from the whole field.

It is especially among the breeders that we meet with specialists, people who are interested in Berkshire swine, or in Garlic or in the white Wyandotte exclusively, the people who fill the agricultural papers with articles telling about the superlative qualities of their own particular kind of animal or plant.

A more general book on, let us say poultry, may be nothing but a collection of these specialists' articles, and, put together in this way, the result will be altogether comical. Or, the author of such a book may be in a position to know a good deal about all sorts of different breeds of chickens, or cattle, or wheat, and

in that case it becomes extremely interesting reading. Such books generally give very excellent and credible accounts of the origin of breeds, that can be read with very great profit by any Geneticist interested in evolution. And among Geneticists we have specialists, and we also have the other kind of people, and of course some of the specialists find time occasionally for a survey of a broader field, and do some synthetic work for a change.

If we mingle with successful breeders, we generally find that they have a great fund of knowledge concerning breeding and heredity, practical as well as theoretical. This theoretical knowledge comprises a great deal of traditional things, most of them true, often with some obviously false notions. It is always very instructive to try and get to the bottom of these notions. Often they are found to be generalizations of real truths, stretched too far, but generally they are old scientific dogmas, legacies of science, which have become traditional in exactly the same way, as a remnant of a Parisian fashion in dress of two centuries ago may have been incorporated in a local peasant costume, and handed on, up to the present time.

Through the newspapers, semiscientific or quasiscientific magazines, the fashionable theories of the moment reach the practical breeders. And it is evident that the most outstanding, striking things have the greatest chance of reaching them. Lay people have no idea of the eternal, salubrious controversy in every science. Some popularizing author, who generally is not actively participating in the building up of a science, but who has a very deep respect for scientific authority, will stabilize the most debatable theories in the minds of the lay as the „consensus of opinion among scientists“.

And such things stick. Once we had telegony, and maternal prenatal impressions, things which are still believed in, but never, as far as our experience goes, by really first class practical breeders.

For different reasons, the theory that novel forms arise by „mutation“ was widely circulated among practical breeders, and will undoubtedly keep cropping up in the technical magazines for a long time to come. Right now, it is quite common to meet with articles by scientific dilettantes, pretending to apply Mendel's principles directly to plant or animal breeding. The danger is not imaginary, that Mendel's name will become associated in the

kinds of breeders with the determinant conception of heredity, and with the idea, that nothing can be accomplished by breeding other than the recombination of existing characters, and this with the greatest ease. We have even read of an experiment station, actively trying to synthesize a new breed of poultry from three others, without any apparent idea of how poultrymen do such work, and under the flag „following Mendel's law“, as if they would have made their results follow somebody else's laws!

Very interesting cases are those where breeders and scientists or scientific dilettantes disagree. We believe, from practical experience, that when a good, successful breeder contradicts the opinion of a Geneticist, the breeder is generally right. If he appears wrong, it is well worth a lot of trouble to find out how it happens, to examine his evidence. The breeder may have based upon a statement, which perhaps is true enough in the material the scientist works with, but which becomes untrue if generalized, and in reacting the breeder goes too far in the other direction.

But it is very difficult to distinguish between the opinion of the breeders and what passes for such a thing. The best breeders are not as a rule the ones who publish their opinions. Geneticists can certainly help the practical breeders in their work. We need only point to Fruwirth's book for plantbreeders, to show that the thing can be done and has been done.

Animal breeding of course differs from plantbreeding in several points. Very many more persons are engaged in it. Whereas the work of plantbreeding can be centralized, and is usually done on a large scale and by comparatively few institutions or individuals, almost every user of domestic animals at any time becomes a breeder, and certain problems that arise, are very real to him.

We can help, by carefully analyzing the work of successful breeders, to show them why they succeed, or why they succeed in one thing but not in the other. What is really happening in selection, why can rye be improved by selection, and why barleys and wheats, once they have been started from one stock? On what does it depend, that in some cases, animals bred back five times to pure stock are just as good and as fertile to breed from as purebred, whereas in other cases reversions appear after eight generations of „grading (Veredlungskreuzung)“?

In the relations between breeding and Genetics, we must remember, that most of the practices in breeding, that are really of very great importance, are inventions of breeders, worked out empirically.

Geneticists are only just becoming aware of the fact, that crossing does not only recombine „unitcharacters“ (Mendelism misunderstood), but creates really new unitcharacters, due to novel combinations of hereditary factors. In the illustrated press we still see pictures of animals or plants with novel characters, material to work into existing groups. But to the experienced plantbreeder, from time immemorial, any new wild plant that will cross into his material, however insignificant in itself, is of interest, not as a carrier of desired characters, but as a means of producing the variability needed for progress.

The practice of improving autogamous plants by selection of individual plants, a few generations after a cross, (intentional or accidental), was worked out in great detail by Louis de Vil-morin, wholly empirically. Geneticists, working with Mendel's clue, are able to understand the process, but we have not been able to improve upon the method.

The method of judging a plant by its genotype, as expressed in the quality of its progeny, rather than by its own qualities, was worked out gradually by the German sugarbeetseed firms. So well has this method been worked out empirically, that it has not been possible so far, to improve it by Genetic analysis, speaking from the standpoint of people interested in making money out of selling the seed.

In animal breeding, we have the breeder's method of grading, repeated crossing to one pure strain. As a method of producing in the shortest possible time the largest number of superior animals with the minimum outlay of capital and energy, it is without equal. Again, as Geneticists we are able to analyze the method, and to help the breeders by showing them how it works, but we can hardly improve it.

A practical man, Solomon Hoxey, is the inventor of the system of judging pure-bred cattle according to genotype rather than phenotype, known as „advanced registry“. Any Geneticist would rightfully be proud of such an invention.

In coöperating with breeders, it is essential to impress yourself with the probability, that they know very much more

than we do. And further, we may never forget, that in this work, results are the only things that count. It is very interesting to analyze all that happens in the process, and the advantage of the scientist lies in the fact, that he knows, or should know, all that the most diverse plant breeders and animal breeders let loose, plus the results of his own experiments and those of others. But how does this help us in breeding work?

It is best, in doing practical breeding work, to do all you can, to produce the best result. This appears trite, but we must impress ourselves with the fact, that knowledge of just what we are doing, is not as important as doing the thing right. If the problem is to produce hens that will be as profitable as possible in a given locality, it is infinitely better to keep this final ideal in mind, than to analyze too much. The number of eggs may be an important factor in profit, or the time at which they are laid, but the only way, in which to do the work as well as the practical breeder, is to base one's judgement upon final profit, the balance between expenditure and income. If the problem is given by the fact that sugarbeets or wheats can not now be profitably grown in a certain locality, because of diseases, wilt, or rust, analyzing the problem, finding out whether resistance is dominant or recessive, determining the microorganisms, and so on, is never as successful a method as simply to obtain a maximum amount of variability and selecting for final yield, production of grain or sugar per unit of area.

The difficulty is to distinguish between two things, losing important things, factors, or balance between factors, and losing sight of things. As breeders, we would cheerfully lose sight of individual genes, which would in the end make up the general superiority of our potatoe or our beets, but as Geneticists we would regret doing so.

Most breeders fail to understand, why the scientific breeding experiment stations do not produce as good practical results as they do themselves. The difficulty lies in the fact that, whereas very occasionally men like Nilsson-Ehle or Webber enter the field, who are at the same time good Geneticists and good practical breeders, such men are rare.

Here the question comes up, whether it is better to do Genetical experiments with an eye to the practice of plantbreeding or animalbreeding, or better to work with any material that has

technical or other advantages. The idea is very prevalent, that plantbreeders are more interested in the work of the scientists if we work with corn or wheat, than if we breed evening primroses or snapdragons. And it is supposed, that animal breeders take more interest in scientific work with swine or chickens, than with mice or *Drosophila*. This idea is partly right and partly wrong. It often happens, that the people who are expected to furnish the funds for the experiments have these notions, but it appears fatal for the scientists to encourage them in this. On the other hand, some workers need the moral support of a knowledge, that they are doing this work not out of idle curiosity, but that perhaps something practically useful may come of it.

But the practical outcome of genetical work with let us say corn or barley, is really absurdly small. The fact, that individual small breeders, or even boy's corn clubs, do more actual good toward improving maize for practical purposes than the genetic experiment stations, will not give the farmer a great respect for science. If it so happens, that the same man does some very good analytical work with maize or wheat or cotton, and at the same time produces valuable new wheats or cotton, this does not prove, that in making a new wheat a knowledge of the genes in wheat really helps in the least. What really happens to the few dozen genes we may happen to know, or to two new ones we may discover, is of no practical value whatever. The final thing, a wheat produced by hybridization, that will be better and more prolific and hardier than any we now have, will produce itself, as a new arrangement of perhaps hundreds of genes for which our hybrid was heterozygous. It is a matter of good technique and chance.

Plantbreeders compare the work of scientists with their own work, not always to our advantage. If they are interested in Genetics, because they feel that a knowledge of general principles is necessary, the breeders are more likely to see honest effort in pure science in experiments with snapdragons or mice than in those with farm crops.

To be able to help breeders with what we know in Genetics, we will have to strike the happy medium between popular exposition and a scientific treatise. Any academic way of expressing things is wrong. But if we try to be popular and talk down to our hearers, we are sure to make matters worse. When-



ever we personally come in contact with a breeder, we try to get as much information out of him, as we can. If one succeeds, by leading questions, to make a breeder find out certain generalizations from his own facts, this will be infinitely better than to try to teach him these principles by using an unfamiliar example.

When we tell a breeder, that crossbreeding recombines the characters in his material, he knows that this is not the whole truth. The examples of the Geneticists are carefully chosen with an eye to simplicity, they show differences due to one gene at a time, or to several genes which do not influence each other's action very much.

But of course in reality, the forms crossed in practice do not only differ in the few genes we are regarding, and all kinds of things happen, which will seem unexpected, if we lay undue stress upon simplicity.

Also, the fact, that crossing creates new characters, which is common knowledge to all breeders, must be explained, if we do not want to leave these people intensely dissatisfied with our explanations. Of course, some Geneticists show a very great ignorance of the economic limitations of practical breeders. To advocate the making of a new breed of chickens by combining the desirable qualities of three into one is hardly justifiable, when it is comparatively simple to reach the desired object by using the practical breeder's own methods. To advocate such a thing in cattle is worse than foolish. Anyone who has ever witnessed the general variability and degeneration which results, not only in the herds of the man or the breedingstation undertaking the work, but in the herds of the breeders generally, in the surrounding country, will always afterwards try to show the breeders, why such a thing should be regarded as a danger to their flocks, worse than any epidemic can be.

Ignorance can hardly be pleaded as an excuse for some measures in animal breeding, which one sees go into effect sometimes. We remember one instance, in which five different first generation crossbred bulls were stationed in one district by order of a government in order to ameliorate the local breed of cattle.

In concluding, we want to cite a few sentences from an article by a practical breeder, which very well illustrates the light in which Mendel's work is regarded by those practical men, who succeed in penetrating to it without any interpretation on the



part of us Geneticists. Mr W. Arkwright, an English poultry-breeder writes in „The Feathered World, 1912“ :

„I had for years read the chief pamphlets and books on Mendelism and was beginning to fancy that, despite its brilliant generalizations, it could never be of practical use. One day, however, I was struck with the idea that the reason of its apparent uselessness to fanciers might be, because no writer had ever attempted to extract from it any application to the breeding of live stock, all treatises on the new science being taken up with the abstractions of heredity, to the neglect of more homely lore that would benefit the public at large. I determined therefore, to consult the words written by Mendel himself, and to seek knowledge at the fountain head.

I found that Mendel had written very little, but that his words were very clear and very refreshing after the bewildering verbiage of his followers. I mean no disrespect to the scientists, but to so many of their number Salt is always Chloride of Sodium.

Certain great, practical deductions leapt to me from the pages, that crossing is the short-cut to success; that crossing eventually produces intensification; and that the real effect of a cross is not obtained till after the mating together of the second generation.“

---

# Über einige Kreuzungsversuche bei den Rhododendron-Sippen.

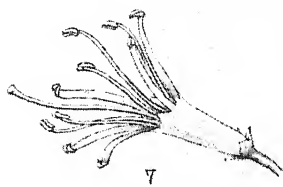
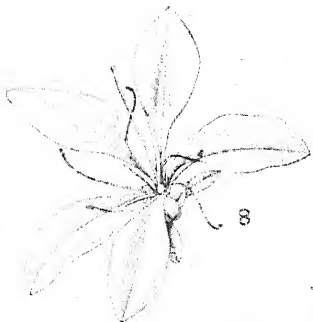
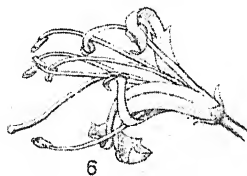
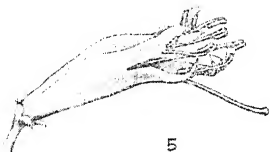
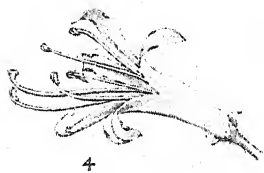
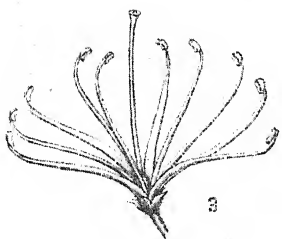
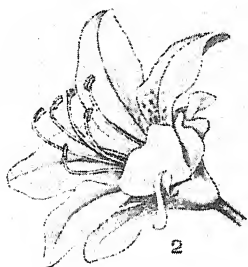
Von **S. Ikeno** (Tokyo).

(Mit einer Tafel und einer Textfigur.)

Seit altersher sind in Japan verschiedene Rhododendron-Sippen, welche zur Untergattung *Azalea* gehören, als Zierpflanzen im allgemeinen kultiviert, von denen *R. indicum* var. *Kaempferi* („Tutu“ in Japanisch), var. *obtusum* („Kirisima“ in Japanisch) und var. *macranthum* („Satuki“ in Japanisch) die gemeinsten sind. Dabei gibt es eine Unzahl von Sippen, die sich sowohl in der Farbe als in der Gestalt der Blüten voneinander unterscheiden. Eine typische Blüte von Rhododendron besteht aus einem fünfspaltigen kleinen grünen Kelche, einer auch aus fünf Blättern zusammengesetzten schönen vereintblättrigen Krone, fünf mit langen Staubfäden versehenen Staubblättern und einem mit einer ziemlich großen Narbe und einem langen Griffel gekrönten oberständigen Fruchtknoten (Tafel Fig. 1). Bei vielen Sippen nimmt man aber nicht selten verschiedene Abweichungen von dieser allgemeinen Regel wahr, welche unter der Rubrik „Blütenanomalien“ zusammengefaßt werden können, von denen die Calycanthemie, die Apetalie und die Polypetalie die hauptsächlichsten sind. Ich habe einige Versuche gemacht, um die Erblichkeitsverhältnisse solcher Blütenanomalien kennen zu lernen, von denen unten die Rede sein wird. Dabei sei es im voraus zu bemerken, daß alle diese Versuche stark an dem Umstande leiden, daß die jungen Keimlinge ungemein schwach sind und größtenteils zu Grunde gehen, sodaß die Zahl der ausgewachsenen und für unsere Zwecke brauchbaren Individuen notwendigerweise ziemlich klein sein muß.

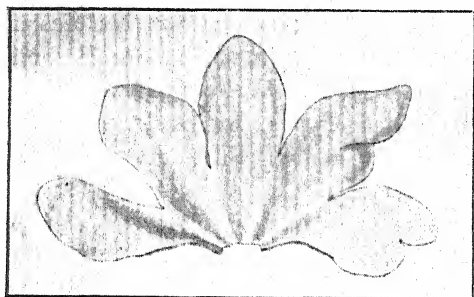
## I. Calycanthema-Sippe.

*R. indicum* var. *Kaempferi* enthält eine Anzahl von sog. Calycanthema-Sippen („hose-in-hose“ der Engländer), wobei der Kelch stark ausgewachsen und kronenblätterartig um-





gebildet ist, sodaß die Blütenhülle aus zwei Kreisen von petaloiden Blättern besteht (Tafel Fig. 2). Daß die den äußeren Kreis bildenden Blätter, trotz ihrer petaloiden Beschaffenheit, als der umgebildete Kelch zu deuten sind, ist nicht nur wegen ihrer Lage außerhalb der eigentlichen Kronenblätter, sondern auch wegen der Tatsache, daß sie lange nach dem Abfallen der letzteren noch persistieren, leicht zu sehen; sie sind die vergrößerten und gefärbten Kelchblätter. Bei unserer Sippe „Miyagino“, welche schön rot blüht, ist die äußere Hülle auch schön rot, vereintblättrig, unregelmäßig gespalten mit einer unbestimmten Anzahl von freien



Teilen von verschiedener Größe und Gestalt (s. die nebenstehende Textfigur, welche einen, an einer Stelle aufgeschnittenen und ausgebreiteten petaloiden Kelch darstellt, von außen gesehen). Die grauen Haare, welche, wie bei dem gewöhnlichen Kelche, ihre äußere Fläche

bedecken, beweisen auch ihre Abstammung aus dem Kelche. Bei dieser Sippe ist das Gynaeceum physiologisch ganz abortiv, wenn auch es äußerlich normal ist, weshalb sie absolut steril ist. Unsere *Calycanthema*-Sippe stimmt somit in dieser Hinsicht mit der gleichartigen Sippe von *Campanula persicifolia* ganz überein.<sup>1)</sup> Deshalb kann unsere Sippe nie die Samenpflanze sein; da aber ihre Pollenkörner tauglich sind, kann man sie bei Versuchen als die Pollenpflanze benutzen.

Im Mai 1911 habe ich eine typische, d. h. durch den Besitz des gewöhnlichen kleinen Kelches ausgezeichnete Sippe „Sarasina“ (♀) mit der oben genannten „Miyagino“ (♂) gekreuzt und ich habe im November vom selben Jahre drei Kapseln bekommen, welche eine Menge von staubfeinem Samen enthalten. Die letzteren wurden bald ausgesät und die Keimung war ziemlich gut. Leider sind die Keimlinge ungemein schwach und größtenteils zu

<sup>1)</sup> Correns, Jahrb. f. wiss. Bot. 41, 1905, p. 467. Nach diesem Autor „dürfte die Sterilität des Gynaeceums mit der Unterständigkeit des Fruchtknotens zusammenhängen“ (l. c. p. 466). Dazu sei es bemerkt, daß bei *Rhododendron* der Fruchtknoten oberständig ist.

Grunde gegangen. Im April 1913 sind 23 Individuen noch am Leben, die so ausgewachsen waren, daß sie in den Boden gepflanzt werden konnten. In 1915 begannen einige davon zu blühen und bis heute haben im ganzen nur 14 die Blüten produziert. Danach gehören 6 zu der *Calycanthema*- und 8 zu der *Typica*-Form. Somit sehen wir schon in  $F_1$  die deutliche Spaltung in zwei Formen: die Tatsache ist leicht verständlich, da wegen der absoluten Untauglichkeit des Gynaeceums unserer *Calycanthema*-Sippe die ursprünglich für unseren Kreuzungsversuch benutzte „Miyagino“-Sippe offenbar schon ein  $Typica \times Calycanthema$ -Bastard war. Da wir schon in  $F_1$  die Spaltung vor uns haben, ist es nicht ohne weiteres zu erkennen, ob bei diesem Kreuzungsversuche die eine oder die andere von beiden Formen dominant in Mendels Sinne sein sollte. Weiter muß auch der Versuch gemacht werden, um den Typus der Spaltung festzustellen, wenn auch das Erscheinen von den beiden Formen in  $F_1$  in fast gleicher Anzahl (8 und 6) an den monohybriden erinnert.

Um die soeben erörterte Tatsache festzustellen, sind die folgenden Versuche ausgeführt worden: 1. die Befruchtung von den *Typica*  $F_1$ -Individuen untereinander und 2. die Befruchtung einer *Typica*  $F_1$ -Pflanze (♀) durch eine *Calycanthema*  $F_1$ -Pflanze (♂).

**Ad 1.** Die *Typica*  $F_1$ -Pflanze ist selbststeril. Auch die Bestäubung zwischen verschiedenen Blüten an einer selben Pflanze (Geitonogamie) gibt keine Früchte. Nur durch die unter den Blüten an verschiedenen *Typica*  $F_1$ -Pflanzen ausgeführte Bestäubung kann die Befruchtung gelingen. Solche Bestäubungen wurden im Mai 1915 gemacht und in 1917 wurden 145 daraus entstandene junge Pflanzen im Boden gepflanzt. Viele davon sind ausgestorben und unter den noch überlebenden 22 Pflanzen sind bisher 18 zum Blühen gekommen, welche ausnahmslos als zu der *Typica*-Form gehörend, sich erwiesen haben.

**Ad 2.** Die folgenden Kreuzungen wurden im Mai 1915 ausgeführt: 1.  $Typica F_1 \times Calycanthema F_1$  und 2.  $Calycanthema F_1 \times Typica F_1$ . Der zweite Versuch blieb erfolglos, da das Gynaeceum der *Calycanthema*-Form abortiv ist, ebenso wie bei der vorigen Generation. Mittels des ersten Versuches habe ich dagegen eine Anzahl von Keimlingen bekommen, von denen viele zu Grunde gegangen sind, sodaß ich

jetzt nur 23 überlebenden Pflanzen habe. Von diesen haben bisher 14 die Blüten produziert, während die übrigen 9 noch nicht geblüht haben. Von 14 blühenden Individuen gehören 7 zu der Typica- und 7 zu der Calycanthema-Form, d. h. wir haben dabei zwei Formen in genau gleicher Anzahl.

Aus dem oben erörterten können wir wie folgt schließen:

1. Da die zu der Typica-Form gehörenden F<sub>1</sub>-Pflanzen durch die Befruchtung untereinander nur die Typica-Nachkommen produzieren, ist sie rezessiv im Mendels Sinne und durch  $aa$  darzustellen, da  $aa \times aa = aa$ .

2. Da die von mir ausgeführte Kreuzung „Sarasina“  $\times$  „Miyagino“ die Typica- und die Calycanthema-Formen in fast gleicher Anzahl produziert hat, ist sie als eine Rückkreuzung  $aa \times aA = aa + aA$  zu deuten und man kann auf dem Dominieren des Calycanthema- über das Typica-Merkmal schließen.

3. Unsere Calycanthema-Sippe ist durch die Sterilität des Gynaeceums ausgezeichnet, sodaß ihre Befruchtung immer in der Weise Typica  $\times$  Calycanthema erfolgen muß. Die Calycanthema-Form kann deshalb nur als eine Heterozygote  $aA$  verstanden werden.

Zusammenfassend stimmen die Resultate meiner obigen Versuche an Rhododendron in fast allen Beziehungen mit denjenigen von Correns betreffend die Calycanthema-Sippen von Campanula und Mimulus überein.<sup>1)</sup>

## II. Apetale Sippe.

Unter einer Unzahl unserer kultivierten Rhododendron-Sippen gibt es eine merkwürdige Sippe „Kinsibe“, welche durch den Mangel der Kronenblätter ausgezeichnet ist. Wie man in der Tafel Fig. 3 sieht, ist dabei der Kelch ganz normal und innerhalb desselben findet man zwei Kreise von je fünf Staubblättern; keine Spur von Kronenblättern ist nachzuweisen. Da bei Rhododendron das Vorhandensein von fünf Staubblättern die Regel ist, liegt der Gedanke nahe, daß bei unserer Sippe fünf unter zehn Staubblättern, welche den äußeren Kreis bilden, die umgebildeten Kronenblätter seien. Dies ist leicht zu sehen: 1. aus ihrer Lage außerhalb der eigentlichen fünf Staubblätter, 2. aus ihren

<sup>1)</sup> Correns, 1. c.

viel breiteren Staubfäden, wie bei den letzteren, welche an ihre petaloide Abstammung erinnern und 3. aus verschiedenen Übergängen zwischen beiden. Ein Übergangsstadium, welches am meisten dem normalen nahe zu sein scheint, ist in Tafel Fig. 4 abgebildet: dabei ist jeder von den fünf freien Teilen der unten röhrenförmigen Krone mit je zwei ganz unscheinbaren abortiven Pollensäcken versehen. In einem anderen Fall sehen wir eine gleichartige Anomalie, nur sind die an den freien Teilen der Krone befindlichen Pollensäcke wenigstens äußerlich fast normal (Tafel Fig. 5). Im weiteren unterscheidet sich die Anomalie von der vorigen dadurch, daß die Krone tief gespalten ist (Tafel Fig. 6).<sup>1)</sup> Eine Übergangsblüte, die sich unserer apetalen Form am meisten nähert, kann man in der Tafel Fig. 7 sehen. Wenn dabei die Krone unten röhrenförmig ist, sind die fünf aus diesem Rohr hervorragenden, freien Teile zu ganz normalen Staubblättern umgebildet; dabei ist der Staubfaden mit je zwei zu einer Anthere verbundenen Pollensäcken versehen. Von einem solchem Übergangsstadium zu dem apetalen hin dürfte nur ein kleiner Schritt nötig sein.

Bei der bei unserem Versuche benutzten „Kinsibe“-Sippe sind fast alle Blüten apetal und sehr selten trifft man die Übergänge, wie die oben beschriebenen; so habe ich z. B. 1922 bei einem Individuum 834 apetale und nur 17 Übergangsblüten gefunden (= weniger als 0.02 %).

Bei der „Kinsibe“-Sippe sind beide, Androeceum und Gynaeceum, völlig tauglich. Deshalb habe ich 1912 sowohl die Kreuzung „Kinsibe“  $\times$  „Sarasina“ (= *Typica*) als auch ihre reziproke ausgeführt und im Herbst selben Jahres habe ich im ganzen drei Kapseln bekommen. In 1914 wurden 67 junge Pflanzen aus diesen beiden Kreuzungen in den Boden gepflanzt. Leider sind auch, wie gewöhnlich, viele Pflanzen zu Grunde gegangen und wir haben jetzt nur 26 überlebende, von denen 23 bis heute zum Blühen gekommen sind.<sup>2)</sup> Danach sehen wir hier schon in  $F_1$  die Spaltung, da unter 23 Individuen je 6 durch den Besitz der apetalen, resp. *Typica*-Blüten ausgezeichnet sind, während die

<sup>1)</sup> Ein aus dem Kronenblatt umgebildetes ganz normales Staubblatt ist vorhanden.

<sup>2)</sup> Diese sind die Nachkommen aus „Kinsibe“  $\times$  „Sarasina“. Aus der reziproken Kreuzung haben wir nur zwei Nachkommen geerntet, welche hier unberücksichtigt gelassen werden.



übrigen 11 nur die Übergangsblüten tragen. Es leuchtet sofort ein, daß die eine oder die andere von zwei bei meinen Versuchen benutzten Sippen, „Kinsibe“ oder „Sarasina“, einen Bastard, entweder  $\text{Typica} \times \text{Apetal}$  oder  $\text{Apetal} \times \text{Typica}$  darstellt, da sonst in  $F_1$  die Spaltung unterbleiben müßte.

Aus den oben erörterten Versuchsergebnissen schließen wir wie folgt:

1. Die apetale Form unterscheidet sich in genetischer Hinsicht von der *Typica*-Form durch den Besitz von zwei Faktoren, die ich hier **P** resp. **R** nennen möchte, d. h. apetale Form = **PPRR** und *Typica* = **pprr**.

2. Die für unsere Kreuzung benutzte „Kinsibe“-Sippe war schon ein Bastard **PpRr** (entweder  $\text{Typica} \times \text{Apetal}$  oder  $\text{Apetal} \times \text{Typica}$ ). Das apetale Merkmal dominiert über das *Typica*, da, wie schon oben beschrieben, fast alle Blüten an unserem „Kinsibe“-Individuum apetal sind. Das ausnahmsweise beobachtete Vorkommen der Übergangsblüten an demselben ist höchst wahrscheinlich der Tatsache zu verdanken, daß hier beide **P** und **R** je nur in einer einzigen Dose vertreten sind. Die apetale Sippe **PPRR** könnte vielleicht gar keine Übergangsblüten produzieren, wenn wir auch noch nicht diese Tatsache sicherzustellen vermochten. Kurz, das Zusammenwirken je einer Dose von zwei Faktoren **P** und **R** genügt fast alle *Typica*-Blüten an einem Individuum apetal zu machen, aber nicht ganz.

3. Meine oben beschriebene Kreuzung ist als eine Rückkreuzung **PpRr**  $\times$  **pprr** zu deuten. Wenn dies zutreffen wird, müssen wir in  $F_1$  je ein Individuum **PpRr**, **ppRr**, **Pprr** und **pprr** haben. Wir können mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß das Vorhandensein von einem der Faktoren **P** oder **R** in einer einzigen Dose (d. h. **Pprr** oder **ppRr**) kaum genügt, um die *Typica*-Form in die apetale umzuwandeln, aber fähig ist, um die *Typica*-Form halbwegs nach dem apetalen Stadium hin zuzuführen, d. h. zum Stadium der Übergangsblüten. Unter den oben gemachten Annahmen stimmen unsere Befunde mit der theoretischen Erwartung gut überein, nämlich:

	Individuen mit apetalen Blüten. (= <b>PpRr</b> )	Individuen mit Übergangsblüten. (= <b>ppRr</b> + <b>Pprr</b> )	Individuen mit <i>Typica</i> -Blüten. (= <b>pprr</b> )	Summe
Gefunden	6	11	6	23
Errechnet	5,75	11,50	5,75	

Die Ausführung von weiteren Versuchen wird natürlich nötig sein, um alle oben gemachten Annahmen sicherzustellen.

### III. Polypetale Sippe:

Mein Versuch, betreffend die Polypetalie, bezieht sich auf eine Sippe von *Rhododendron indicum* var. *macranthum*, welche ein niedriger, kriechender Unterstrauch ist. Alle *Rhododendron*-Sippen sind, wie früher erwähnt, durch die vereintblättrige Krone ausgezeichnet. Ich habe aber eine Sippe in meinem Besitz, die die getrenntblättrige Krone aufweist; die letztere besteht aus fünf völlig getrennten Kronenblättern, wenn auch selten einige davon zusammenwachsen mögen (Tafel Fig. 8—9). Bei der oben genannten Sippe weist man eine merkwürdige Korrelation nach, da die Polypetalie mit der Abortion des Androeceums verbunden ist. Wie man nämlich in Fig. 8 und 9 sieht, sind die abortiven Antheren ganz unscheinbar und enthalten gar keine tauglichen Pollenkörner, eine Tatsache, welche uns umso mehr interessiert, als, wie schon im I. Abschnitt beschrieben, die Calycanthemie mit der Sterilität des Gynaeceums korreliert ist.

Im Juni 1914 habe ich die Kreuzung dieser Sippe (♀) mit einer sympetalen (♂) ausgeführt. Viele Keimlinge sind, wie gewöhnlich, abgestorben. In 1916 habe ich 54 überlebende, junge Pflanzen im Boden gepflanzt. Das Wachstum ging sehr langsam vor sich. Ich habe jetzt nur 21 überlebende Pflanzen, von denen bisher leider nur 5 zum Blühen gekommen sind. Unter diesen tragen 3 sympetale und 2 polypetale Blüten, d. h. wir haben schon in F<sub>1</sub> die Spaltung, und zwar beide Formen ungefähr in gleicher Anzahl vertreten. Es leuchtet sofort ein, daß einer von beiden Eltern ein Bastard war. Da die polypetale Sippe, wegen der absoluten Untauglichkeit der Pollenkörner, lediglich als eine Heterozygote, Polypetal  $\times$  Sympetal, bestehen kann, ist es ohne weiteres klar, daß diese Sippe, nicht aber die andere, der Bastard war, weshalb man auch sehen kann, daß die Polypetalie über die Sympetalie dominiert in Mendels Sinne. Diese Tatsache ist auch von vornherein aus der Analogie mit den oben erläuterten Untersuchungsergebnissen an der Calycanthema-Sippe wahrscheinlich. Mein in Rede stehender Kreuzungsversuch ist offenbar als eine Rückkreuzung (Polypetal  $\times$  Sympetal)  $\times$  Sympetal anzunehmen. Die Produktion in F<sub>1</sub> von beiden sympetalen und poly-

petalen Formen ungefähr zur gleichen Anzahl weist somit auf eine monohybride Spaltung hin, wenn auch die Individuenzahl äußerst klein sein mag.

Botanisches Institut an der landwirtschaftlichen Fakultät der kaiserlichen Universität zu Tôkyô.

---

### Tafelerklärung.

Fig. 1. Eine normale Blüte der „Sarasina“-Sippe.

Fig. 2. Calycanthera-Form. „Miyagino“-Sippe.

Fig. 3. Apetale Form. „Kinsibe“-Sippe.

Fig. 4—7. Verschiedene Übergänge zwischen normalen und apetalen Formen. Erklärung im Text.

Fig. 8. Polypetale Form.

Fig. 9. Dieselbe, wobei einige Kronenblätter zusammengewachsen sind.

---

# Ueber die Inzucht in Populationen und über eine Methode zur Bestimmung ihres Grades.

Von **Jaroslav Krízenecký.**

Aus dem Mährischen zootechnischen Landes-Forschungsinstitute  
in Brünn.

Sektion für Züchtungsbiologie (Publikation Nr. 18.)

## I.

Das Problem der Inzuchtwirkung ist eines von den biologischen Problemen, in welchen man lange in einem Gemisch von Irrtümern, Vorurteilen, soziologischen Voreingenommenheiten und Unkenntnissen irrte — ich meine hier besonders die Lehre von der schädlichen Wirkung der Inzucht. Heute können wir aber sagen, daß wir uns schon einer wichtigen und klaren Einsicht nähern. Es waren besonders die an die Entdeckung von Mendel sich anschließenden Forschungen, welche durch Feststellung der Bedeutung und der Funktion der Rezessivität und den aus ihr folgernden Erscheinungen im Gefolge der Generationen hier das Problem zu lösen geholfen haben.

Viele von den früher als Folgen der Inzucht gedeuteten Erscheinungen zeigten sich als Ausspaltungen von rezessiven Homozygoten beim Zusammentreffen von Heterozygoten, zu welchem es eben bei Inzucht in einer rezessiv belasteten Familie kam. Es wäre aber verfehlt, alle die angeblichen Folgen der Inzucht auf solche Ausspaltungen zurückführen zu wollen. Es gibt unter den als Inzuchtsfolgen angegebenen Erscheinungen eine Gruppe von Manifestierungen, welche bei allen Organismenarten gemeinsam sind (besonders die Abnahme der Körpergröße, der Zeugungsfähigkeit und Fruchtbarkeit), eine gewisse Trägheit, Apathie, Herabsetzung der Widerstandsfähigkeit usw., und welche gemeinsam auf eine allgemeine konstitutionelle Erschwächung der Organismen hindeuten. \*) Diese Inzuchtserscheinungen können

\*) Bei dieser Gelegenheit will ich darauf aufmerksam machen, daß die Angaben, welche man in der Literatur über die Inzucht in der

— wie darauf unlängst trefflich Löhner hingewiesen hat — durch Häufung von rezessiven pathologischen Erbanlagen und Mangel an Kompensation durch gegenteilige günstige Anlagen nicht erklärt werden. Die Konstanz, mit der bei der einzelnen Art durch Inzucht ein bestimmtes Symptomenbild ausgelöst wird, würde für eine ganz allgemeine Verbreitung jener pathologischen Erbfaktoren sprechen. Unter dieser Voraussetzung müßten auch bei nicht inzüchterischer Vereinigung Häufungen jener Anlagen stattfinden und damit Inzuchterscheinungen zu Stande kommen.

Es scheint — nach allem dem — daß der Inzucht auch eine besondere allgemein-physiologische Wirkung doch zukommt, welche die Konstitution betrifft; es handelt sich um eine allgemeine konstitutionelle Erschwächung des Organismus. Löhner will diese Wirkungen der Inzucht durch zu geringe biochemische Individualspezifitäts-Unterschiede, d. h. durch zu weitgehende biochemische Ähnlichkeit der Elternorganismen, bzw. ihrer Geschlechtszellen erklären. Er schließt sich dadurch den Vorstellungen, welche schon früher besonders Schiller-Tietz und Rohleder angedeutet haben und welche besonders in den bekannten Versuchen von Shull und von East und Hayes an Mais eine Begründung finden, an.

Wie heute unsere Kenntnisse stehen, können wir uns vollkommen dieser Auffassung anschließen, besonders in ihrer trefflichen Formulierung von Löhner. \*)

Kladruber Pferdezeitung findet (siehe Motloch, Adametz, Kašpárek) nicht vollkommen der Wirklichkeit entsprechen. Diese Zucht ist nämlich durch eine langdauernde intensive Inzucht, welche aber ohne jeden nachteiligen Einfluß bleiben sollte, bekannt und wird auch überall in der Zootchnik als Beweis einer absoluten Unschädlichkeit der Inzucht angeführt. Von Dr. Josef Taufer (jetzt Professor an der Landwirtschaftlichen Hochschule in Brünn), der nach dem staatlichen Umsturz in Österreich im Jahre 1918 die Möglichkeit gehabt hat, diese Zucht einer vorurteils- und rücksichtslosen Überprüfung zu unterziehen, wurde ich aufmerksam gemacht, daß diese Zucht keineswegs derart fehlerlos ist, wie die oben genannten Autoren mitgeteilt haben, sondern daß sie im Gegenteil eine Reihe von Fehlern zeigt, welche auf Überzüchtung und eben auf die Inzucht zurückzuführen sind. Dr. Taufer bereitet die Resultate dieser Untersuchung für die Veröffentlichung vor, weshalb ich mich hier auf diese bloße Bemerkung beschränke.

\*) In dieser Auffassung findet seine Erklärung auch die sogenannte „indirekte Konsanguinität“, resp. „indirekte Inzucht“, zu welcher es nach Schiller-Tietz unter Tieren kommt, welche unter denselben gleichmäßigen

Ich möchte hier nur noch darauf aufmerksam machen, daß in manchen Fällen diese Inzuchtwirkung wahrscheinlich auch noch durch andere Momente kompliziert sein wird. Es ist nämlich der Umstand zu berücksichtigen, daß eine langdauernde Inzucht regelmäßig mit einer Heraufzüchtung Hand in Hand geht. Man denke hier an die landwirtschaftliche Tierzucht und dann an die bekannten Inzuchtsfälle im Menschengeschlechte (Aegypter, Peruaner, Persier, Inder etc. — siehe diesbezüglich Reibmayr und Rohleder). Diese Heraufzüchtung bedeutet nun biologisch, wie ich in meiner Schrift über die Verwandtschaftsehen (Kříženecký 1919) näher auseinandergesetzt habe, eine spezialisierte Differenzierung in einer bestimmten qualitativen Richtung. Es handelt sich um eine einseitige Entwicklung, welche dann konstitutionell immer eine Störung des biologischen Gleichgewichtes im Organismus zur Folge haben kann. Dadurch wird die konstitutionelle Harmonie zerstört, was natürlich zur Beschädigung der genannten biologischen Konstitution führen muß. Es ist nämlich bemerkenswert, daß in Fällen, in welchen die in Inzucht lebenden Organismen in einem natürlichen Zusammenleben mit der Natur bleiben, welche durch das allseitige Inanspruchnehmen der Organismen bei ihnen das Beibehalten der normalen allseitigen Konstitution bewirkt, die genannten Inzuchterscheinungen nicht hervortreten. Ich könnte hier auf die Verhältnisse der in Inzucht lebenden Naturvölker, bzw. der Landbevölkerung in einigen Alpentälern und auf die in Inzucht lebenden Organismen in der freien Natur weisen. Dagegen lebten die in Inzucht degenerierten landwirtschaftlichen Tierrassen oder die historischen Kulturvölker in einer Isolierung von der Natur, was alle Einseitigkeiten in der Entwicklung ihrer Konstitution nur förderte.

Im allgemeinen muß man also gestehen, daß auch in der alten Lehre von schädigenden Inzuchtwirkungen doch ein Körnchen Wahrheit enthalten sein wird.

Dies bedeutet aber selbstverständlich keinesfalls, daß man sich dieser alten Lehre direkt anschließen kann. Es handelt sich äußeren Bedingungen (Ernährung, Wohnung, Tätigkeit) leben; es ist begreiflich, daß die Identität der äußeren Lebensbedingungen auch zu einer gewissen Nivellierung der individuellen biochemischen Differenzen, welche bei wirklicher Konsauquinität genetischen entstehen, führen kann. Aus diesem Grunde kann man hier noch besser die Bezeichnung von Rohleder „sekundäre Konsauquinität“, resp. „sekundäre Inzucht“ verwenden.

eben dabei um die Sortierung des Kornes von der Spreu. Die heutigen Kenntnisse und Auffassungen über die Inzucht können für uns keine Lösung des Inzuchtproblems bedeuten, sondern höchstens ein Andeuten der Richtung, in welcher die künftige Forschungsarbeit vor sich wird gehen müssen.

Wollen wir in dieser Richtung das Problem der Inzucht lösen, dann erscheint es uns als ein quantitatives Problem.

In Löhner's Auffassung handelt es sich um biochemische Differenzen zwischen dem elterlichen Keimplasma, welche progressiv je nach dem Grade der Inzucht ausgeglichen werden sollen. Eine weitere Arbeit verlangt hier nun logischerweise einen Maßstab, mittels welchem man diesen Grad der Inzucht beurteilen, bezw. bestimmen könnte.

In dieser Beziehung weist aber die ganze bisherige Forschung über die Inzucht einen methodischen Mangel auf. Man unterscheidet zwar verschiedene Arten der Inzucht: man spricht von „Verwandtschaftszucht“, von „Blutverwandtschaftszucht“, von „Inzucht s. str.“, von „Inzestzucht“ oder (im Englischen) von „inbreeding“ und von „interbreeding“ etc., wodurch man die verschiedenen Grade der Inzucht andeuten will. Zu einer streng wissenschaftlichen Arbeit kann man diese Bezeichnungen absolut nicht verwenden.

Oft bezeichnet man als Blutverwandtschaftszucht die Zucht zwischen eng stammverwandten Individuen, z. B. zwischen Geschwistern oder Eltern und Kindern; unter Verwandtschaftszucht versteht man dann die Vereinigung von entfernter geschlechtsverwandten Individuen, z. B. Vettern und Basen, Neffen und Tanten oder auch entfernteren Verwandten. Oder: weist der Vater und die Mutter in den nächsten sieben vorhergehenden Generationen einen oder mehrere gemeinsame Vorfahren auf, spricht man von „Verwandtschaftszucht“, welche zur „Blutverwandtschaftszucht“ wird, wenn man sie fortsetzt, zur sogenannten „Inzestzucht“. Sonst wird die Grenze auf die fünfte oder sechste Generation herabgesetzt. In England benützt man die Bezeichnung „inbreeding“ für die Zucht zwischen Geschwistern oder Eltern und Kindern, die Bezeichnung „interbreeding“, dann für die Zucht in den anderen (schwächeren) Verwandtschaftsstufen; oft auch wird die Benennung „inbreeding“ in beiden Fällen verwendet. Man unterscheidet auch oft mehrere Stufen. Manche Züchter unterscheiden: 1. Verwandtschaftszucht oder entfernte

stammverwandte Zucht; 2. nahe Verwandtschaftszucht oder engstammverwandte Zucht; 3. Blutverwandtschaftszucht, familiäre oder engste stammverwandte Zucht. Der erste Grad entsteht beim Paaren von Tieren aus dem vierten bis sechsten, der zweite Grad beim Paaren aus dem dritten bis vierten Geschlechte und der dritte aus dem ersten bis dritten Geschlechte. Oder unterscheidet man: 1. engste Inzucht (Paaren von Geschwistern oder Eltern mit Kindern); 2. enge Inzucht (Paaren von Neffen und Basen oder Onkeln mit Nichten et vice versa); 3. mäßige Inzucht (Paaren in allen anderen, d. i. entfernteren Verwandtschaftsstufen).

Diese Unterschiede sind freilich augensichtlich und ihre verschiedenartige Benennung schließlich gänzlich gerechtfertigt. Aber diese Unterschiede sind nicht absolut, sondern nur relativ und es handelt sich dabei nicht um qualitative, sondern hauptsächlich um quantitative Unterschiede. Denn in allen diesen Fällen geht es um ein und dasselbe: um die Zucht zwischen Individuen (d. i. das Paaren von Individuen), die verwandtschaftlich zusammenhängen, also verwandt und ebenbürtig sind.

Jede quantitative Beurteilung der Erscheinung der Inzucht muß, resp. kann nur von diesem letztgenannten Moment herausgehen: die Inzucht bedeutet geschlechtliche Vermehrung unter „verwandten“ Individuen.

Die „Verwandtschaft“ der Individuen ist nun dadurch gegeben, daß die sich geschlechtlich vereinigenden Organismen bestimmte gemeinsame Vorfahren haben. Treten nun solche Individuen zur Zeugung eines Nachkommens, dann hat ihre Verwandtschaft, d. h. der Besitz gemeinsamer Aszendenten zur Folge, daß der erzeugte Nachkomme in seinem Stammbaume sich wiederholende Vorfahren aufweist. Es sind nicht alle Stellen in seinem Stammbaum durch verschiedene Individuen besetzt, sondern die wirkliche Zahl von verschiedenen Aszendenten ist kleiner als die theoretische, mögliche Zahl, welche, wie bekannt, von Generation zu Generation in einer geometrischen Reihe mit dem Koeffizient 2 zunimmt. Es handelt sich um die bekannte Erscheinung, welche Lorenz (1898) als „Ahnenerverlust“, bezeichnet hat.

Dieser Ahnenerverlust ist das grundsätzliche und zugleich auch das einzig bestimmende Kennzeichen der Inzucht. Daraus folgen aber Konsequenzen in zweierlei Richtungen: erstens für die Beurteilung der Rolle der Inzucht in der Vermehrung der



doppelgeschlechtlichen Lebewesen, spez. der Tiere überhaupt, und zweitens für das Vorgehen bei einer richtigen Bestimmung des Inzuchtsgrades.

## II.

Wenn wir den Ahnenverlust als einziges und entscheidendes Kriterium für die Inzucht, d. i. für die Zeugung zwischen Verwandten nehmen — und dieses Kriterium ist auch das einzige richtige und darum entscheidende — da nehmen wir wahr, daß diese Zeugungsart keine Ausnahme weder in der Natur, noch in der menschlichen Gesellschaft, sondern umgekehrt eigentlich eine Norm für die geschlechtliche Zeugung bildet. Allgemein tritt sie freilich nur in den niedrigen Graden auf und seine höheren Grade — die „Blutverwandtschaftszucht“ — bleiben gerade eine Ausnahme. Aber, genau genommen, sind auch diese niedrigen und niedrigsten Stufen eine Inzucht.

Diesen Umstand haben schon verschiedene Autoren konstatiert und auf ihn aufmerksam gemacht. Besonders bei der menschlichen Gesellschaft wurde darauf hingewiesen, daß die Menschen eigentlich seit jeher und stets in einer Inzucht leben. Es handelt sich darum, daß keiner der jetzigen Menschen (durchschnittlich genommen) eine Ahnentafel ohne Ahnenverlust aufweisen kann; weil, wenn wir diese Ahnentafel nur für einen der lebenden Menschen bei der Voraussetzung, daß bei ihm kein Ahnenverlust besteht, berechnen, würden wir zu Zahlen kommen, welche die Bewohnerzahl, die je auf der Erde war und die die Erde ernähren könnte, übertreffen. Und das für einen einzigen Menschen! Heute leben aber auf der Erde rund 1,700,000.000 Menschen. Mit dieser Zahl müßte man jene Zahl multiplizieren, um die Ahnenzahl für die ganze heutige Menschheit, sollte diese inzuchtsfrei geboren werden, zu erhalten. Freilich würden wir auf diese Art absurde Zahlen bekommen.

Diese Ziffer wurde auch berechnet. Eine schematisch anschaulich zusammengestellte Tabelle wurde auf der Dresdner Hygienischen Ausstellung im Jahre 1911 vorgeführt und in der begleitenden Publikation von Gruber-Rüdin (1911, S. 156), wie ich sie hier reproduziere (Tab. I), abgedruckt.

In der Applikation auf die böhmischen Verhältnisse hat Růžicka (1916, S. 34) ausgerechnet, daß, wenn wir auf ein Geschlecht 33 Jahre rechnen, hätte jeder heutige Tscheche zur Zeit des dreißigjährigen Krieges 510, zu Hus' Zeiten 126.070

Ahnen, was zu dem Schlusse führen würde, daß im XV. Jahrhundert — wenn wir nun zehn Millionen Tschechen rechnen — die böhmische Nation eine Weltnation wäre, da sie 1,260.700,000.000 Angehörige hätte.

In der Literatur treffen wir noch andere Berechnungen an. So z. B. sollte jeder heutige Mensch nach Bayer (1912, S. 45) zu Beginn unserer Jahreszählung 144.000 Billionen Ahnen haben. Plate (1913) gibt (S. 29) für diese Zeit die Zahl 130,000,000,000,000 an.

Diese Berechnungen sind aber nicht richtig und sie müssen berichtigt werden. In der Tabelle der Dresdner-Ausstellung (deren Autor aus der Publikation Gruber-Rüdin nicht zu erfahren ist) stimmen bloß die ersten fünf Zahlen mit der Wirklichkeit überein (Ahnenzahl in den Generationen 3, 4, 7, 10 und 13). Von diesen Differenzen kann man sich durch Vergleich dieser Tabelle mit der Tabelle II, die genau nach der allgemeinen Formel gerechnet ist, überzeugen. Die Zahl der Aszendenten in den einzelnen Generationen kann man leicht als Glieder einer geometrischen Reihe berechnen, deren Anfangsglied  $a_1 = 2$  und deren Koeffizient  $k = 2$  ist. Die allgemeine Formel ist hier

$$a_n = a_1 \cdot k^{n-1}.$$

Appliziert auf unser Beispiel ist sie:

$$a_n = 2 \cdot 2^{n-1}, \text{ resp. } a_n = 2^n,$$

wobei  $n$  die Generation bedeutet, um welche es sich handelt. Eine Berechnung der Ahnenzahl bis zur 57. Generation befindet sich auf der Tabelle II.

Revidieren wir auf Grund dieser Formel die Gruber-Rüdinsche Tabelle\*), so finden wir, daß die Zahlen für alle früheren Generationen Differenzen von den richtigen Zahlen ausweisen. Wir sehen, daß die Zahlen der Dresdner-Tabellen hauptsächlich größer sind als sie der Wirklichkeit entsprechen, aber auch kleiner.

\*) Die Tabelle ist nach der Formel  $2^{J/35}$  gerechnet, in welcher  $J$  die Anzahl der Jahre bezeichnet. Die Formel aber unterscheidet sich keineswegs von der Formel  $2 \cdot 2^{n-1}$ , bzw.  $2^n$ , denn der Bruch  $J/35$  bedeutet, daß man mit beiläufig 3 Generationen im Jahrhundert rechnet; somit bedeutet dieser Bruch die Zahl der Generationen. Daß der Bruch  $J/35$  als eine nicht ganze Zahl lauten kann, nämlich eine Zahl mit Dezimalstellen (wie z. B.  $250 : 35 = 7.14$ ), ändert an der Sache nichts, wenn man mit ganzen Zahlen rechnet, weil es sich um einzelne Generationen handelt. Den Bruch  $J/35$  muß man also zu einer ganzen Zahl abrunden. Die Ahnenzahl in den einzelnen Generationen wird also durch Potenzieren der Zahl 2 berechnet, wobei

Die Unterschiede nehmen mit der Anzahl der Generationen zu und erreichen, wie aus dem Vergleiche zu ersehen ist, bedeutende Größen. Besonders auffallend ist der Unterschied bei der 54sten Generation, wo es sich nicht nur um ziffernmäßige Uneinstimmigkeiten, sondern auch um Differenzen in der Stellenzahl handelt: anstatt der richtigen siebzehnstelligen Ziffer ist bloß eine vierzehnstellige angeführt. Hier handelt es sich offenbar um einen Rechnungsirrtum, denn man kann sich nicht vorstellen, daß der Rechner bei der Differenz von elf Generationen (gegenüber der Zahl für die 43ste Generation) — von denen jede eine zweifache Vergrößerung bedeutet — gegenüber einer siebzehnstelligen bloß zu einer vierzehnstelligen Zahl gelangen würde. Sonst könnte man sich diese Differenzen als Folgen der Kürzung beim Rechnen erklären, denn sie sind annähernd, was die ersten Stellen und die Zahl der Stellen anbetrifft, richtig. Es handelt sich also nur um ziffernmäßige Unterschiede in den kleinsten Stellen (welche zahlenmäßig freilich große Zahlen bedeuten, denn es handelt sich um vielstellige Ziffern). Für die Fortsetzung dieser Differenzen beim Kürzen spricht auch der Umstand, daß jene Zahlen immer von der vierten oder sechsten Stelle von links abgerundet sind.

Wie die richtigen, genau nach der Formel  $2 \cdot 2^{n-1}$  ausgerechneten Zahlen der Dresdner-Tabelle lauten, zeigt Tabelle III.

Die Dresdner-Tabelle kann aber noch in einer anderen Richtung berichtigt werden. Es geht um die Richtigstellung der Ziffernanzahl, die die Anzahl der Generationen von einem bestimmten Zeitpunkt angeben (Rubrik „vor Generationen“). In der Tabelle sind diese Zahlen durch die Division der Jahresanzahl durch 35 berechnet, wie gerade in der Anmerkung angeführt wurde.

In dieser Weise hat die Anzahl von Generationen aus der Jahresanzahl auch Lorenz (1898 S. 317) berechnet. Diese Berechnung kann aber nicht als passend angesehen werden. Ich weiß nicht, welche Gründe Lorenz und den Autor der Tabelle dazu bewogen, die Zahl 35 zu benützen. Von anderen Autoren

der Exponent die Zahl der Generation ist, um die es sich handelt. Hier ist aber eine völlige Uebereinstimmung mit der Formel  $2 \cdot 2^{n-1}$ ; denn  $2 \cdot 2^{n-1} = 2^n$ . Die Zahlen der Dresdner-Tabelle kann man nach der Formel  $2 \cdot 2^{n-1}$  richtig revidieren.

wird die Berechnung dreier Generationen auf ein Jahrhundert gewöhnlich benützt und diese Art ist auch praktischer; dabei dividiert man die Anzahl der Jahre durch die Zahl 33. Durch den Unterschied 2 Jahre begehen wir sicherlich keinen Fehler. — Lorenz selbst hat ausdrücklich betont, daß die Bestimmung der Zahl der Jahre immer nur annähernd ist und bleibt. Bei solchen Umständen kann gewiß das Praktische mit Recht entscheiden.

Wenn wir auf diese Weise die Dresdner-Tabelle umrechnen, stimmt uns die Zahl der Generationen nur bis zur Zeit vor 650 Jahren (um das Jahr 1250) überein, weiter wird aber die Zahl der Generationen größer, und zwar:

laut unserer Rechnung sind							anstatt
vom J. 1160, d. i. vor 750 Jahren,	22 Generationen vergangen						(21)
„ „ 1050 „ „ 850 „ 25 „ „							(24)
„ „ 950 „ „ 950 „ 28 „ „							(27)
„ „ 800 „ „ 1100 „ 33 „ „							(31)
„ „ 600 „ „ 1300 „ 39 „ „							(37)
„ „ 400 „ „ 1500 „ 45 „ „							(43)
„ „ 0 „ „ 1900 „ 57 „ „							(54)

Danach ändern sich freilich auch die Zahlen der theoretischen Ahnenanzahl für jene einzelnen Zeiten.

Wie auf diese Art und auf alle Stellen, also ohne Kürzung, die berechnete Dresdner-Tabelle richtig lauten sollte, zeigt uns Tabelle IV.

Es ist nötig, auch das von Růžicka (1919) zitierte Beispiel über die Zahl der Tschechen zur Zeit des dreißigjährigen Krieges\*) umzurechnen und zu berichtigen. Bis zur Zeit des dreißigjährigen Krieges (ungefähr 1650) sind von heute acht Generationen zurückzurechnen; die Ahnenzahl für jeden heutigen Tschechen betrug also in jener Zeit 256. Die Gesamtanzahl der Tschechen in jener Zeit wäre also demnach bei den heutigen 10 Millionen insgesamt 2.560.000.000. Daß auch die von Bayer und Plate angeführten Zahlen fehlerhaft sind, ist aus dem Vergleich mit der letzten Zahl der berichtigten Dresdner-Tabelle IV zu ersehen. (Mit der Tabelle IV muß man sie darum vergleichen, weil beide von Christi Zeiten mit 57 Generationen rechnen, wie wir sie bekommen,

\*) Die Berechnung für die Zeit J. Hus' hat indessen schon Růžicka selbst in seinem Buche über die biologischen Grundlagen der Eugenik umgerechnet (Růžicka 1923 S. 517).

wenn wir mit drei Generationen auf ein Jahrhundert rechnen, d. i. wenn wir die Anzahl der Jahre durch 33 teilen.) Die Differenzen der Zahlen Bayer's und Plate's erkläre ich mir auch durch die Benützung gekürzter Resultate, denn auch hier sind die niedrigsten Stellen numerisch nicht ausgefüllt.

Ich weise auf diese fehlerhaften Resultate deshalb ausdrücklich hin, damit diese Zahlen verbessert werden. Es handelt sich darum, daß sie in die Literatur kommen und sich verbreiten; das gilt insbesondere von den Zahlen der Dresdner-Tabelle. Freilich ist die natürliche Folge davon die, — denn es gehört zu den Eigenschaften der menschlichen Natur — daß man sich auf den anderen in der Voraussetzung verläßt, daß man richtiges übernimmt. So übernahm auch Martius (Martius 1914) die Angabe der dritten Tabelle für die Zeit Gregors VIII und die Geburt Christi (hier handelt es sich auch um einen Fehler in der Stellenzahl! — siehe oben) in sein Buch und rechnete auf Grund dieser Angabe weiter. Von dort übernahm auch ich diese Zahlen in einige meiner früheren Publikationen über die Inzuchtsfrage und benützte sie auch in meinem Buche über die Verwandtschaftsehen (Kříženecký 1919). Diese Ueberlieferung falscher Zahlen würde sicher fortschreiten und ist es geboten, eine Berichtigung durchzuführen; darum mache ich auf diese Fehler aufmerksam und führe gleichzeitig die richtig gestellten Zahlen an.

Diese Berichtigung — um zum eigentlichen Gegenstand zurückzukommen — ändert selbstverständlich nichts an der Tatsache, daß die Zahlen, die wir durch Berechnung der theoretisch möglichen Ahnenzahl in den einzelnen Generationen der Ahnen für das Individuum nach der Formel  $2 \cdot 2^{n-1}$  resp.  $2 \cdot 2^n$  erhalten, der Wirklichkeit nicht entsprechen und ganz und gar nicht entsprechen können, d. i., daß kein Mensch, der heute lebt, so viel Ahnen hat, wie viel er haben könnte und theoretisch haben sollte. Das aber bedeutet, daß in der Ahnentafel eines jeden heutigen Menschen ein Ahnenverlust vorkommt oder mit anderen Worten: jeder der heutigen Menschen ist bis zu einem gewissen Maße ein Produkt der Inzucht, wie dies auch schon Lorenz betont hatte. (1898 S. 317—318.)

Diese Tatsache geht noch aus einem anderen Umstande hervor. Sollte keiner der heutigen Menschen ein Produkt der Inzucht, sollte also in der menschlichen Gesellschaft keine Inzucht

sein, müßte sich die Zahl der Menschen verkleinern. Darum, weil aus zwei Menschen immer nur ein Nachkomme entstehen dürfte, der an der Züchtung weiter Anteil nehmen soll, müßte sich in jeder Generation die Zahl der Menschen um die Hälfte verringern. Dies würde freilich natürlich zum endlichen Aussterben der Gesellschaft führen. Nach welcher Zeit, kann man aus der Exponentialgleichung  $\frac{P}{2^x} = 1$  berechnen, bei der  $P$  die gegenwärtige Population und  $x$  die Zahl der Generation der Nachkommen, bei der nur ein Individuum übrig bleibt, ist. Mit dieser Generation würde die Gesellschaft aussterben, sie würde also nach  $(x + 1)$  Generationen aufhören zu sein. Gerechnet für 1,700,000.000 der heutigen Menschen, zeigt sich uns, daß bei diesen Verhältnissen die Menschheit nach 30 bis 31 Generationen (genau 30.6628 Generationen), also nach etwas über tausend Jahren, aussterben würde.

In Wirklichkeit aber vermehrt sich die Menschheit; es geschieht also gerade das Umgekehrte von dem, was sein sollte, wenn in der menschlichen Gesellschaft keine Inzucht stattfinden sollte. Die Schlußfolgerung ist die, daß die Menschheit in steter Inzucht lebt. Diese Inzucht kann in dieser oder jener Gruppe (Rasse, Nation, Landschaftsgruppe usw.) intensiver, in einer anderen schwächer auftreten. Aber sie ist überall.

Was von der menschlichen Gesellschaft gilt, gilt von jeder Gesellschaft geschlechtlich sich vermehrender Organismen. Außer den im Aussterben begriffenen Arten, wissen wir von allen, daß sie sich, falls sie sich nicht mehren — was nicht allgemein bewiesen werden kann — im großen und ganzen auf derselben Ziffer erhalten; es muß bei ihnen also Inzucht bestehen. Von vielen wissen wir hingegen positiv, daß sie sich vermehren. Solche Beobachtungen haben wir für Fälle, bei denen in eine Gegend ein Tier gebracht wurde, das dort früher nicht war, wie der bekannte Fall mit den Kaninchen in Australien. Ein anderes Beispiel ist die Vermehrung der bekannten Bisamratte (siehe Kohl 1913 und Mokřý 1920) in Böhmen. Dieses Nagetier, deren Heimat in Nordamerika ist, wurde im Jahre 1905 in zehn Paaren eingeführt, die auf dem Gute Dobříš in einen Teich angesiedelt worden. Seit dieser Zeit hat sich die Bisamratte dermaßen verbreitet, daß sich zu Ende des Jahres 1912 ihr Vorkommen schon über dreiviertel

von Böhmen erstreckte und daß ihr Aufenthalt im Jahre 1914 in Sachsen, Bayern und dem heutigen Oesterreich gemeldet wurde. Nach Kohl (1913) konnte man Ende 1912 ihre Zahl auf eine Million schätzen. Da sie in zwanzig Exemplaren eingeführt wurde und sich stark vermehrte, mußte sich die Bisamratte unbedingt durch Inzucht vermehrt haben. Die Bisamratte wirft dreimal im Jahre Junge und die im April geborenen haben noch in demselben Jahre Junge. Man kann demnach durchschnittlich mit zwei Generationen im Jahre rechnen. Auf Grund dessen sollte jede im Jahre 1912 lebende Bisamratte im Jahre 1905, in welcher Zeit diese nach Böhmen gebracht wurden,  $2 \cdot 2^{14-1} = 16.384$  Ahnen haben; das damals lebende Million sollte ihrer dann 16,,384,000.000 haben — im Falle sie ohne Inzucht lebte. In Wirklichkeit waren nur zwanzig Ahnen, das ist eine verschwindend kleine Zahl gegenüber den 17 Millionen theoretischer Ahnen. Es ist also offensichtlich, daß bei der Vermehrung der Bisamratte in Böhmen intensive Inzucht geherrscht hat.

Ein anderes Beispiel kann nach Lorenz angeführt werden. Lorenz berechnet (1898, S. 318 und folg.) für eine hypothetische Population von 1000 Menschen, die isoliert ist und sich auf derselben Ziffer erhält, daß nach 19. Generationen alle ihre Mitglieder in der neunten Ahnengeneration (d. i. in der, mit der das Leben der Population begonnen wurde) dieselben Ahnen aufweisen muß, oder daß diese Ahnengeneration allen gemeinsam sein muß, denn in der zehnten Generation ist für jedes Mitglied die theoretische Ahnenzahl 1024 und jene Population hat in jener Generation mit 1000 Ahnen begonnen — gebären also diese allen jetzt lebenden Mitgliedern. Als Folge der Isolierung stellt sich Gemeinsamkeit von Ahnen, d. i. Ahnenverlust oder Inzucht ein.

Man kann sagen, daß die Inzucht bei jeder Gruppe geschlechtlich sich vermehrender Organismen herrscht, die sich nicht verringert (mit jeder Generation zur Hälfte) oder größer wird.

### III.

Diese Inzucht in einer Gruppe, d. i. Population kann freilich mehr oder weniger intensiv sein. Denken wir uns eine Gruppe, zu einer bestimmten Zeit gebildet und isoliert, hängt der Grad, den die Inzucht in ihr erreicht teils von der Größe der Gruppe, weiter von der Zeit, solange diese isoliert besteht (resp. von der

Zahl der Generationen, die sich in dieser Zeit abgelöst haben), und endlich davon ab, ob diese Gruppe ziffermäßig gleich bleibt oder wächst und wie sie wächst.

Denn diesen Umständen gemäß ändert sich die theoretische Ahnenzahl, wenn wir sie aus einer späteren Generation rechnen und dadurch der Gesamtverlust der ganzen Population gegenüber der beginnenden Generation. Je kleiner die Gruppe, je länger die Isolierung dauert und je größer die Gruppe wird, desto höher wird der Inzuchtsgrad; und umgekehrt: je größer die Gruppe, je kürzer die Isolierung und je weniger sich die Gruppe vergrößert (event. gleich bleibt), wird der Inzuchtsgrad ein desto niedrigerer sein.

Diese einzelnen Momente können sich gegenseitig kompensieren. Die Größe der Gruppe kann durch die Zeit überkompensiert werden,\*) sodaß die Intensität der Inzucht bei einer kleineren Gruppe aber mit einer kürzeren Zeit ihre Intensität erreicht. Durch Vergrößerung kann die Zeit in einer konstanten Gruppe überkompensiert werden.

Diese Beziehungen sind sicherlich klar. Aus diesem Grunde ist es nicht berechtigt — wie ich darauf in meiner Schrift über die Verwandtschaftsehen (Kříženecký, 1919, S. 19) hinwies — wenn einige Autoren, wie z. B. Rohleder (1912) einen Unterschied zwischen Familienzucht und Stammesinzucht machten. Ich schrieb: „... denn, dauert die Inzucht in einem selbst größeren Volke, besonders bei höherer Fruchtbarkeit, muß sie sich nach einer bestimmten Zeit, nach einer bestimmten Zahl von Generationen notwendig in Familieninzucht umwandeln, denn die Möglichkeit nicht blutverwandter Kombinationen erschöpft sich mit der Zeit; und umgekehrt entwickeln sich in jener isolierten Gruppe allseitige Verwandtschaftszusammenhänge. Darum kann eine lang andauernde Inzucht bei einer großen Nation den Grad der Intensität einer kurze Zeit dauernden Inzucht einer kleinen Nation, oder auch eines Stammes, Geschlechtes erlangen und auch übersteigen.“ Und ist es freilich offenbar, daß in gleicher Zeit verschiedene Grade nur aus verschiedenen Größen der gegebenen Gruppen hervorgehen.

---

\*) Zu verstehen ist die Zeit, solange die Isolierung, d. i. die Inzucht, andauert.



Es handelt sich also auch bei der Inzucht in der Population nur um quantitative Unterschiede — denn verschiedene Inzuchtsarten bedeuten überhaupt nur quantitative Unterschiede und diese Unterschiede sind nur ein anderer Ausdruck der Unterschiede bei Individuen.

Auf diese Weise kommen wir durch Betrachtung der Verhältnisse in der Population zu demselben Resultate, zu dem man auch bei Betrachtung der Verhältnisse beim Einzelindividuum kommt: daß nämlich die üblich benützten verschiedenen Stufen der Inzucht tatsächlich nur quantitativ verschiedene Grade im Grunde ein und derselben Erscheinung sind. Es ist evident, daß je mehr gemeinsame Vorfahren zwei Individuen besitzen und also je größeren Ahnenverlust ihr Nachkomme ausweisen wird, um desto intensivere Inzucht es sich bei ihrer geschlechtlichen Vereinigung handeln wird.

Aus diesem Umstande resultiert sich aber die Möglichkeit einer genauen Bestimmung des Inzuchtsgrades, bzw. — da es sich hier um in Zahlen ausdrückbare Unterschiede handelt — die Möglichkeit einer Berechnung des Inzuchtsgrades.

Diese Möglichkeit nützte vor zehn Jahren R. Pearl aus und arbeitete eine Methode zur Berechnung des Inzuchtsgrades aus. Er ging dabei von dem Ahnenverlust aus und berechnete den Inzuchtsgrad auf die Weise, daß er die Differenz zwischen der theoretischen Zahl von verschiedenen Aszendenten und der Zahl der wirklichen Aszendenten in einer  $n$ -ten Generation bestimmt; das prozentuelle Verhältnis dieser Differenz zu der theoretischen Ahnenmenge bezeichnet er dann als „coefficient of inbreeding“  $Z_n$ , durch den der Inzuchtsgrad gegeben wird; diesen „Inzuchtskoeffizienten“ bestimmt Pearl mittels folgender Formel:

$$Z_n = \frac{100 (p_n + 1 - q_n + 1)}{p_n + 1}$$

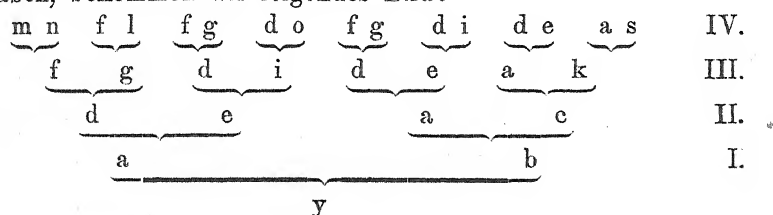
wobei bedeuten  $(p_n + 1)$  die theoretische Zahl von verschiedenen Aszendenten,  $(q_n + 1)$  die wirkliche Zahl von verschiedenen Aszendenten und  $Z_n$  den Inzuchtskoeffizienten hinsichtlich der  $n$ -ten Generation.

Als bestes Beispiel zu einer konkreten Darstellung der Pearl'schen scharfsinnig begründeten Methode kann uns eine Familie, in welcher eine Reihe von Generationen hindurch konsequent eine Paarung zwischen Geschwistern (Brüdern und



er sich nicht auf diese eine Generation, sondern arbeitet mit dem ganzen Stammbaume.

Dieser Umstand zeigt sich uns klar, wenn wir den Stammbaum eines hypothetischen Individuums berechnen, welches die Frucht wiederholter Verbindungen zwischen Eltern und Kindern ist, auf welchem Pearl auch die Anwendung seiner Methode zeigt. Bezeichnen wir uns nun die einzelnen Ahnen mit Buchstaben, bekommen wir folgendes Bild:



Betrachten wir die vierte Ahnenreihe, sehen wir, daß sie anstatt sechzehn theoretische nur 11 verschiedene Ahnen enthält, und zwar: *m, n, f, l, g, d, o, i, e, a, s*. Wenn wir sie in die Formel einsetzen, bekommen wir als  $Z_3$  die Zahl 31.25

$$Z_3 = \frac{100 (16-11)}{16} = 500 : 16 = 31.25.$$

Pearl aber gibt nun in diesem Falle für  $Z_3$  den Wert 68.75 an. Wenn wir nach der Ursache forschen, nehmen wir wahr, daß Pearl als Zahl der verschiedenen Ahnen in der vierten Generation 5 angibt; dagegen sind aber in dieser Generation, wie schon angeführt in Wirklichkeit 11 verschiedene Ahnen, denn

m	kommt	in	dieser	Generation	einmal	vor	. . .	1
n	"	"	"	"	einmal	"	. . .	1
f	"	"	"	"	dreimal	"	. . .	3
l	"	"	"	"	einmal	"	. . .	1
g	"	"	"	"	zweimal	"	. . .	2
d	"	"	"	"	dreimal	"	. . .	3
o	"	"	"	"	einmal	"	. . .	1
i	"	"	"	"	einmal	"	. . .	1
a	"	"	"	"	einmal	"	. . .	1
s	"	"	"	"	einmal	"	. . .	1
e	"	"	"	"	einmal	"	. . .	1
11							. . .	16

wirkliche Anzahl verschiedener Ahnen

theoretische Anzahl verschiedener Ahnen.

Die Ursache dieser Differenzen liegt darin, daß sich Pearl bei der Beurteilung der Wiederholung einzelner Ahnen nicht nur auf jene vierte Generation beschränkte, sondern auch auf die anderen, nämlich die nachfolgenden Generationen schaute. Mit anderen Worten: ein sich wiederholender Ahne war für Pearl nicht nur so ein Ahne, der mehr als einmal in der vierten Generation erschien, sondern der sich schon einmal in einer der vorhergehenden Generationen gezeigt hat, wenn er auch in der vierten nur einmal vertreten war. So verhält es sich in unserem Falle mit den Ahnen  $i$  und  $e$ , die sich in der vierten Generation nur einmal zeigten. Pearl aber reiht sie trotzdem zwischen „sich wiederholende“, denn sie erscheinen in der dritten Generation (beide) und in der zweiten ( $e$ ).

Trotzdem aber Pearl den Ausdruck  $q_n + 1$  als „the actual number of different individuals involved in these matings (the matings of the  $n + 1$  generation)“, ist sie ihm doch praktisch die Zahl der verschiedenen Individuen in der  $(n + 1)$  Generation, aber nicht nur in Anbetracht dieser Generation, sondern des ganzen Stammbaumes.

Pearl begeht also gegenüber der ursprünglichen theoretischen Definition in der Praxis seiner Methode eine Abweichung: denn er zählt nicht die verschiedenen, resp. die sich wiederholenden Ahnen nur im Hinblick auf die Generation, in deren Hinsicht er arbeitet ( $n + 1$ ), sondern mit Rücksicht auf den ganzen Stammbaum.

Auf diese Weise entsteht bei Anwendung Pearl's Methode eine gewisse große Unregelmäßigkeit: während ihm die theoretische Zahl verschiedener möglicher Ahnen bloß durch eine Generation gegeben ist, wird die wirkliche Anzahl verschiedener Ahnen mit Hilfe des ganzen Stammbaumes festgestellt; mit anderen Worten: Pearl vergleicht Größen, die im Hinblick auf ihr Entstehen sozusagen „verschiedener Dimension“ sind und darum sich nicht vergleichen lassen.

Diese Unregelmäßigkeit zu beseitigen, ist auf zweierlei Weise möglich: entweder dadurch, daß wir überall nur jene betreffende Generation berücksichtigen werden, oder dadurch, daß wir fortwährend den ganzen Stammbaum in Betracht ziehen. Was die erste Möglichkeit anbetrifft, so ahnte wahrscheinlich schon Pearl, daß dies eine sehr unbestimmte Methode sei, mittels

welcher es überhaupt nicht möglich ist, z. B. das Wiederholen eines Gliedes der betreffenden Generation noch in den vorhergehenden Ahnengenerationen zu berücksichtigen.

Die einzig richtige und mögliche ist die zweite Weise, nämlich den ganzen Stammbaum zu berücksichtigen: die theoretisch mögliche Zahl der Aszendenten wäre hier mit der Summe der geometrischen Reihe mit dem Anfangsglied  $a_1 = 2$  und dem Quotient  $k = 2$  bis zu dem  $n$ -ten Gliede gegeben nach der Formel

$$S_n = \frac{a_1 (k^n - 1)}{k - 1}$$

wobei  $n$  die Zahl der Ahnengenerationen, welche wir in diesem oder jenem bestimmten Falle betrachten, bedeutet.

Man appliziert hier die Formel für die Summe einer geometrischen Reihe ( $q_n$ ) folgendermaßen:

$$S_n = 2 \frac{2^n - 1}{2 - 1} = 2 \cdot \frac{2^n - 1}{1} = 2(2^n - 1) = 2 \cdot 2^n - 2 = 2^{n+1} - 2.$$

Durch diese Formel berechnet man die einzelnen Summen der Ahnen im Stammbaume zu beliebigen Generationen inklusive.

Dadurch wäre der Wert  $P_n$  gegeben, welcher anstatt Pearl's  $p_n + 1$  zu setzen ist. Durch Eliminierung aller sich wiederholenden Aszendenten unter Berücksichtigung des ganzen Stammbaumes bekommen wir die wirkliche Zahl verschiedener Aszendenten, nämlich  $q_n$ , welche wieder anstatt Pearl's  $q_n + 1$  zu setzen sind.

Diese Modifikation der Pearl'schen Methode habe ich vorgeschlagen und in einer vorläufigen tschechischen Publikation auch technisch genauer ausgearbeitet. Mittels ihr bestimmt man den Inzuchtskoeffizient nach der Formel

$$Z_n = \frac{100 (P_n - Q_n)}{P_n}$$

in welcher bedeutet:  $P_n$  die theoretisch mögliche Zahl verschiedener Aszendenten eines bestimmten Individuums in seinem Stammbaume bis zu der  $n$ -ten Ahnengeneration incl. und  $Q_n$  die wirkliche Zahl solcher Aszendenten.  $Z_n$ , der sog. Inzuchtskoeffizient, ist nun das perzentuelle Verhältnis der Differenz zwischen der theoretischen und der wirklichen Zahl der verschiedenen Aszendenten zu ihrer theoretischen Zahl.

Aus dieser Methode, welche sich auf die Berechnung des Inzuchtsgrades beim Einzelindividuum bezieht, läßt sich auch eine

Methode für die Berechnung des Inzuchtsgrades für die Population herausarbeiten.

Zu diesem Zwecke ist es aber nötig, sich hier noch etwas eingehender mit der Methode der Berechnung des Inzuchtsgrades beim Einzelindividuum zu befassen.

Die Gemeinsamkeit gewisser Vorfahren bei verwandten Individuen erscheint uns bei graphischer Darstellung ihrer Stammbäume als Wiederholung gewisser Partien in diesen Stammbäumen. Diese Partien beginnen mit den „nächsten“ der gemeinsamen Vorfahren und umfassen alle seine Vorfahren. Im Falle von zwei Stiefgeschwistern (siehe Abb. 1) kann es z. B. der

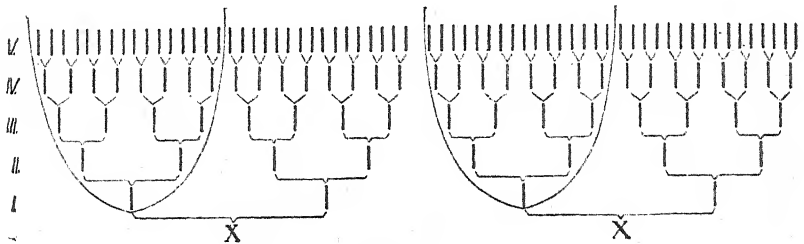


Abb. 1.

Vater sein. Bezeichnen wir uns nun diese Gruppe von Vorfahren in dem Stammbaume, wie es in Abb. 1 geschehen ist, bekommen wir hier zwei sich deckende Stammbaumsektoren. Im Stammbaume eines Nachkommens dieser zwei Stiefgeschwister werden uns dann die Sektoren, bezw. einer von ihnen als ein sich wiederholender Sektor erscheinen. Die Inzucht manifestiert sich also graphisch in den Stammbäumen als Wiederholung von Stammbaumsektoren. Diese Sektoren können selbstverständlich mehrere sein, je nachdem wievielmals die zeugenden Individuen verwandt sind.

Wir hätten gegebenenfalls den Stammbaum des Nachkommens X, dessen Eltern väterlicherseits Stiefgeschwister waren. Das bedeutet, daß eine ihrer Eltern übereinstimmend sind; also beginnt ein sich wiederholender Sektor in der II. Generation. Sind nach dem angeschlossenen Schema (Abb. 2) die Ahnen (Großeltern II 1 und II 3)\* kongruent, dann kann man den

\*) Diese Bezeichnung der einzelnen Ahnen in dem Stammbaume ist derart begründet, daß die erste römische Ziffer die Generation bedeutet und die zweite (arabische) die Stelle des Individuums in der Reihenfolge von der linken Seite an gerechnet.

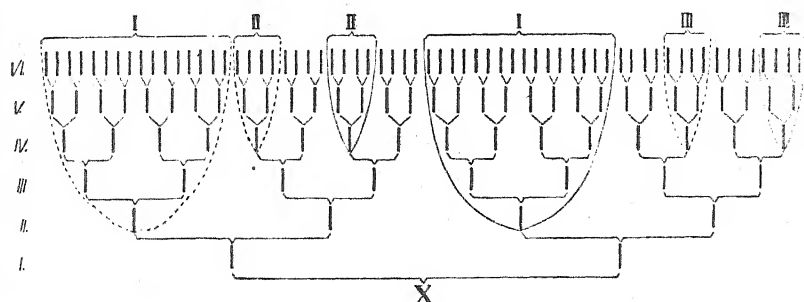


Abb. 2.

Sektor, der mit den Ahnen II 3 beginnt, als sich wiederholend bezeichnen. Die Sektoren, die bei II 1 und II 3 beginnen, sind im Bilde durch „Linienauschnitte“ bezeichnet: der Sektor, der bei II 1 mit einer strichlierten Linie anfängt und der mit einer vollen Linie beginnende Sektor II 3. Daneben ist auch einer von den übrigen verschiedenen Großeltern (II 2) einer ähnlichen Abstammung, nämlich die Frucht von Stiefgeschwister — in diesem Falle wieder von dem Vater. Infolgedessen beginnt in der vierten Generation bei IV 7 gleichfalls ein sich wiederholender Sektor (wiederholend gegenüber dem Sektor, der bei IV 5 beginnt), denn auch hier sind diese zwei Ahnen identisch. Ähnlich ist es, nehmen wir an, auch bei den anderen der übrigbleibenden Großeltern (II 4), so daß ein dritter sich wiederholender Sektor mit dem Ahnen IV 16 gegenüber dem Sektor, der mit dem Ahnen IV 14 beginnt, (die IV 14 und IV 16 sind identische Ahnen, dieselbe Mutter) entsteht.

In diesem Falle zeigt sich uns also der Ahnenverlust in drei sich wiederholenden Stammbaumsektoren. Der gesamte Ahnenverlust wäre hier darum die Summe der Ahnen in diesen Sektoren zur  $n$ -ten Generation, mit der man rechnet.

Summieren wir die Zahl der in einzelnen sich wiederholenden Sektoren enthaltenden Vorfahren, so bekommen wir den Wert, welcher in der oben angeführten Formel als  $P_n - Q_n$  berechnet werden soll — wir bekommen nämlich auf diese Weise direkt den Ahnenverlust, den wir uns als  $R_n$  bezeichnen können. Bezeichnen wir die Zahl der Vorfahren in den einzelnen Sektoren als  $r_n$  bzw.  $r_{nI}$ ,  $r_{nII}$  etc. ergibt sich uns, daß

$$R_n = \sum r_n.$$

Die Werte für die einzelnen  $r_n$  und auch für  $P_n$  können leicht mittels der folgenden Tabelle V., in welcher die Werte für die Summe der Ahnen in einem Stammbaume bis zu einzelnen Generationen ( $n$ ) inkl. bis zur Generation 57 zusammengestellt sind, berechnet werden. Die einzelnen  $r_n$  sind eben auch an und für sich Summen von Aszendenten in Stammbäumen aber von einer — dem ganzen Stammbaume gegenüber — kleineren Generationszahl, aber inklusive eines Ahnen.

Die Berechnung dieser einzelnen  $r_n$  ist eine Berechnung der gesamten Summe der Ahnen in einzelnen Stammbäumen bis zu einer Generation  $s$  mit Addition eines Ahnen, nämlich jenes, mit welchem der betreffende Sektor beginnt. Man verwendet hier die oben angeführte Formel für den gesamten Stammbaum mit Addition 1. Diese Formel (siehe oben) lautet:  $2^n + 1 - 2$ . Durch Addition des 1 bekommen wir

$$2^n + 1 - 2 + 1 = 2^n + 1 - 1.$$

Das  $n$  in diesem Falle gleicht dem  $s$ , daß eine der Differenz zwischen der Generationszahl in dem ganzen Stammbaume ( $n$ ) unter Subtraktion der Zahl der Generation, in welcher der betreffende Sektor beginnt; bezeichnen wir diese als  $m$ , dann ist  $s = n - m$ . In die Formel eingesetzt bekommen wir

$$r_n = 2^n - m + 1 - 1.$$

Man berechnet das  $s$  und findet die betreffende Zahl aus der Tabelle und addiert den einen Ahnen.

#### IV.

Die Methode zur Berechnung des Inzuchtsgrades in der Population ergibt sich nun aus diesem Berechnungsverfahren für Einzelindividuen folgenderweise:

Die Inzucht in der Population zeigt sich uns darin, daß wir für die heute gegebene Individuenzahl in einer bestimmten Generation der Vergangenheit nicht die Größe der Population vorfinden, die sie in jener Zeit haben sollte, wenn die heutige Population frei von jeder Inzucht sein sollte. Aus der Größe des sich auf diese Weise zeigenden Ahnenverlustes in jener bestimmten Generation von Ahnen können wir annähernd urteilen, was für einen Grad die Inzucht hier erreicht hat.

Wenn wir diese Zahlen durch die Anzahl der Individuen der heutigen Population teilen, bekommen wir den durchschnitt-



lichen Ahnenverlust für jedes heutige Mitglied der Population in jener bestimmten Generation. So z. B. haben wir eine Gruppe von Individuen (nach außen isoliert) heute mit 50.000 Individuen, sollte diese Gruppe in der sechsten Generation eine Population von 3,200.000 Individuen aufweisen. In Wirklichkeit hatte sie damals nur 150.000 Mitglieder. Es ist also der Ahnenverlust für die ganze Population in der sechsten Generation von Ahnen 3,050.000; für ein heute lebendes Individuum macht es also in der sechsten Generation  $3,050.000 : 50.000 = 61$ . Anders können wir derart vorgehen, daß wir uns aus der damaligen Größe oder Population die durchschnittliche Zahl der wirklichen Ahnen auf ein heutiges Individuum berechnen und von der theoretischen Anzahl seiner Ahnen in jener Generation subtrahieren. Von 150.000 Individuen der damaligen Population entfallen auf ein Glied der heutigen Population durchschnittlich drei Individuen. Die theoretische Anzahl von Ahnen für ein Individuum in der sechsten Ahnengeneration ist 64; es entsteht demnach ein Ahnenverlust von 61. Natürlich kommen wir zu derselben Ziffer.

Diesen so gewonnenen Ahnenverlust auf ein Individuum der heutigen Population in einer bestimmten Ahnengeneration könnten wir direkt benützen, wenn wir mit der Methode Pearl's arbeiten würden, wie er ursprünglich im Sinne hatte; denn Pearl's Methode arbeitete (resp. sollte arbeiten) gerade mit dem Ahnenverlust in einer bestimmten Generation. Der so berechnete Inzuchtskoeffizient wäre dann ein Durchschnittskoeffizient für die ganze Gruppe, für die ganze Population.

In der Methode, die ich hier beschrieb und vorschlug und die ich in Anwendung bringen will, arbeitet man nicht mit einer bestimmten Ahnengeneration, sondern mit der ganzen Ahnentafel bis einschließlich jener Generation; dadurch gerade unterscheidet sie sich von Pearl's Methode. Diese Methode freilich ist auch individuell, nämlich mit den Verhältnissen der Ahnentafel des Individuum arbeitend, gerade so wie Pearls. Es wäre darum nötig, auch die Durchschnittswerte für einzelne Individuen der heutigen Population so zu berechnen, wie wir oben sahen. Aber diese Zahlen kann man nicht direkt benützen — gerade darum, weil sie sich nur auf eine Ahnengeneration beziehen.

Für die Applikation unserer Methode auf die Berechnung des Inzuchtskoeffizienten in der Population ist es darum nötig,

aus den Verhältnissen in einer gewissen gegebenen Ahnengeneration die Verhältnisse in der ganzen Ahnentafel festzustellen. Das bedeutet: aus dem Ahnenverlust in einer gegebenen Ahnengeneration den Ahnenverlust der ganzen Ahnentafel festzustellen. Dadurch würden wir das durchschnittliche  $R_n$  für ein Individuum der heutigen Population gewinnen und daraus durch Berechnung den durchschnittlichen Inzuchtskoeffizienten.

Bei Applikation unserer Methode auf die Population handelt es sich nur um diese Berechnung des Ahnenverlustes in der ganzen Ahnentafel aus dem Ahnenverlust in einer bestimmten Generation (nämlich der Generation, mit der diese Ahnentafel im gegebenen Falle endigt); denn: sobald wir die Werte für die ganze Ahnentafel hätten, ist es ebenso, als ob wir mit der individuellen Ahnentafel arbeiten würden.

Der Ahnenverlust in der Ahnentafel zeigt sich uns in der graphischen Darstellung und daraus in der Berechnung in den sog. sich wiederholenden Ahnentafelsektoren. Bei Berechnung des Ahnenverlustes aus der gegebenen Ahnentafel bei Anwendung der Methode beim Individuum ist uns jeder dieser Sektoren durch die Generation, in der er begonnen hat, gegeben. Nun handelt es sich darum, diese Sektoren im Rückblick zu bestimmen, nämlich Individuen (Ahnen) festzustellen, mit denen die einzelnen Sektoren beginnen sollten, daß ihre Summe in einer bestimmten (endlichen) Generation einen bestimmten Ahnenverlust bilde; denn es ist ersichtlich, daß der Ahnenverlust in einer Generation nicht bloß einem einzigen sich wiederholenden Sektor in der Ahnentafel, sondern einigen Sektoren entsprechen muß.

Den Ahnenverlust in einer (endlichen) Generation muß man demnach als die Summe der Glieder der Generationen einzelner sich wiederholender Sektoren der Ahnentafel betrachten, auf denen diese durch jene (endliche) Generation der Ahnentafel durchgeschnitten, d. i. beendet wurden. Bild in der Abb. 3 veranschaulicht uns diese Zustände graphisch. Wir haben hier drei sich wiederholende Sektoren (mit einer vollen Linie eingezeichnet Sektoren, diesen gegenüber sich wiederholende sind nicht bestimmt, da wir sie hier nicht brauchen):  $r_I$ ,  $r_{II}$  und  $r_{III}$ . Die Ahnentafel geht in die sechste Generation von Ahnen (VI.) und diese drei Sektoren schneiden in dieser sechsten Generation insgesamt 44 Ahnen aus = Ahnenverlust in dieser sechsten Generation. Und zwar schneidet  $r_I$  hier 32,  $r_{II}$  8 und  $r_{III}$  4 Ahnen aus.

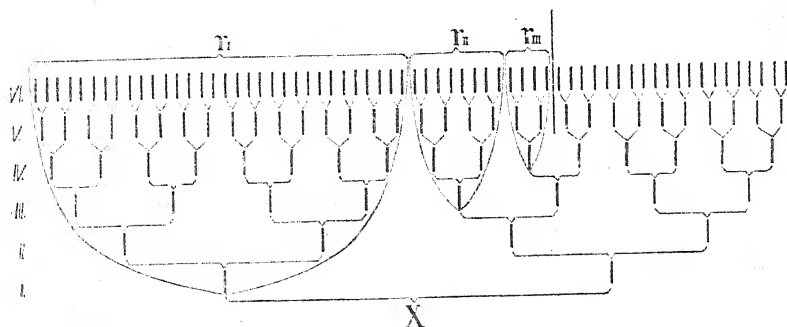


Abb. 3.

Wenn wir uns vorstellen, wie wir beginnen würden, wenn wir die Ahnentafeln aufgezeichnet und in ihr in der letzten Generation den gesamten Ahnenverlust eingezeichnet (gewissermaßen, zusammengefaßt — wie hier — auf eine Seite) hätten und wir nun aus diesem Ahnenverlust die einzelnen Sektoren konstruieren sollten, kommen wir dazu, wie aus dem Ahnenverlust in einer gegebenen Generation die einzelnen Sektoren und dadurch der Ahnenverlust in der ganzen Ahnentafel zu berechnen ist.

Bei der graphischen Konstruktion würden wir so beginnen, daß wir uns Schritt für Schritt aus jener ganzen Reihe, die den Verlust bilden, so viel Glieder bezeichnen, als sie irgend eine Generation der Sektoren bilden würde. Graphisch zeigt es sich so, daß man von diesen Ahnen Linien führen könnte, die immer einen kompletten Sektor heraus schneiden; das Individuum (der Ahne), bei dem sich diese Linie trifft, ist das Individuum, mit dem dieser Sektor beginnt. Dabei würde uns natürlich das Bestreben leiten, immer die größte Ahnenreihe zu errichten, von der es möglich wäre, jene ausschneidenden Linien aus dem gegebenen oder noch übrig bleibenden Verlust zu ziehen.

Auf diese Art würden wir gerade das feststellen, was im Graphikon aufgezeichnet ist: daß es sich um drei Sektoren handelt, von denen der erste ( $r_I$ ) in der ersten Generation (I), der zweite ( $r_{II}$ ) in der dritten (III) und der dritte ( $r_{III}$ ) in der vierten (IV) Generation beginnt.

Dieser graphische Vorgang bedeutet zahlenmäßig, daß wir von dem gesamten Ahnenverlust in der gegebenen (endlichen) Generation Schritt für Schritt Zahlen subtrahieren, die die Ahnenzahl in den einzelnen Generationen der Ahnentafel sind. So be-

kommen wir Generationen einzelner Sektoren, in denen der Ausschnitt die gegebene Generation der ganzen Ahnentafel ist. Durch diese Generationen ist die Größe der einzelnen Sektoren in der gegebenen Ahnentafel, nämlich die Zahl ihrer Generationen, gegeben. So bekommen wir alles, was wir für die Berechnung des Ahnenverlustes in der ganzen Ahnentafel brauchen; denn dieser gleicht der Summe  $r_I + r_{II} + r_{III}$  usw., resp. haben wir die Berechnung hinsichtlich einer bestimmten Generation vor Augen, ist es nötig zu schreiben (siehe Kap. III.)  $R_n = r_{nI} + r_{nII} + r_{nIII}$  usw. und für jedes dieser  $r_n$  gilt wieder die Gleichung  $r_n = 2^s - 1 - 1$ , wo  $s$  gerade die Anzahl der Generationen dieses Sektors ist.)\*

Das praktische Vorgehen bei dieser Berechnung ist nun folgendes:

Als Beispiel für die Einführung in die praktischen Rechenmanipulationen benützen wir das in Abb. 3 graphisch dargestellte Bild. Hier zeigt ein gegebenes Individuum gegenüber der theoretischen Anzahl der Ahnen in der sechsten Generation der 64 beträgt, in Wirklichkeit nur 20 Ahnen; der Ahnenverlust ist hier also 44.

Zum Subtrahieren und Bestimmen einzelner Sektoren benützen wir eine Tafel, in der nebeneinander einesteils die Ahnenzahl in einer bestimmten Generation, einesteils die Ahnenzahl bis zu dieser Generation in den ganzen Stammbaumrelatoren enthalten ist. (Siehe Tab. VI.)

Die Gesamtannahme ist 44. Dieser Zahl ist von denen, die die Ahnenzahl in einzelnen Generationen bedeuten, die Zahl 32 am nächsten, die für die Ahnenzahl in der fünften Generation gilt,\*\*) dadurch haben wir den ersten Sektor  $r_I$  bezeichnet, resp. der 5 Generationen hat, da wir hinsichtlich der ganzen Ahnentafel mit der sechsten Generation (VI.)  $r_{6I}$  rechnen. In die allgemeine Formel  $r_n = 2^s - 1 - 1$  eingesetzt, bekommen wir

$$r_{6I} = 2^5 + 1 - 1 = 64 - 1 = 63.$$

Aus dem Ahnenverlust (zu verstehen in der sechsten Generation) bleibt uns  $44 - 32 = 12$  übrig. Dieser Zahl am nächsten tieferstehend für die Gliederanzahl in den Ahnengenerationen ist die Zahl 8, die Zahl der Ahnen in der dritten Ahnengeneration. Dadurch bekommen wir den zweiten Sektor

$$r_{6II} = 2^3 + 1 - 1 = 16 - 1 = 15.$$

\*) Siehe die Tabelle VI, dritte Rubrik.

\*\*) Der Tabelle VI, zweite Rubrik, entnommen.

Nun bleibt uns von dem Ahnenverlust  $12 - 8 = 4$ . Vier entspricht gerade die Ahnenzahl in der zweiten Generation. Damit haben wir den dritten Sektor  $r_{6\text{III}} = 2^2 + 1 - 1 = 8 - 1 = 7$  festgestellt. Dieser Sektor ist der letzte; denn von dem Ahnenverlust in der sechsten Generation nach Subtraktion der Ahnenzahl der Generation, mit der dieser Sektor in diese Generation fällt, d. i. die zweite Generation, bleibt schon nichts mehr:  $4 - 4 = 0$ .

Die aus dieser Rechnung hervorgehenden  $r_6$  zählen wir zusammen und gewinnen:  $R_6 = 63 + 15 + 7 = 83$ . Demgegenüber steht  $P_n$  für die sechste Generation:  $P_6 = 126$  (siehe Tabelle V).

Durch Berechnung stellen wir  $Z_6$  fest:

$$Z_6 = \frac{100 \times 83}{126} = 8300 : 126 = 65.87$$

740

1100

920

38 Rest.

Ich glaube, daß der Vorgang klar ist. Es handelt sich dabei um folgendes: Zuerst suchen wir in der zweiten Rubrik der Tab. VI. die dem Ahnenverlust nächstfolgende Zahl auf. In der ersten Rubrik bestimmen wir die Zahl der Generation und diese tragen wir in die Formel  $r_n = 2^n + 1 - 1$  und so berechnen wir den ersten Sektor, resp. ohne Berechnung setzen wir für den Wert  $2^n + 1 - 1$  die Zahl in derselben Rubrik um eine Zeile tiefer unter Subtraktion von 1. Oder man liest den betreffenden Wert von  $2^n + 1 - 1$  direkt an derselben Zeile in der dritten Rubrik der kombinierten Tafel in der Tabelle VI ab. Darnach subtrahieren wir die in zweiter Rubrik gefundene Zahl von dem Gesamtverlust an Ahnen und für den Rest suchen wir wiederum in der zweiten Rubrik die nächst niedrige Zahl und die Ausrechnung der Formel  $2^n + 1 - 1$ , resp. das Auffinden der Werte für  $2^n + 1 - 1$  in der dritten Rubrik wiederholt sich gleichfalls die weitere Subtraktion und ihr wieder folgendes weiteres etc. Aufsuchen.

Für diese Rechenmanipulation ist es nötig, ein bestimmtes Schema zu bilden, nachdem wir die einzelnen Zahlen in die Tabelle einsetzen würden, wobei der ganze Vorgang klar und übersichtlich wäre. Ich schlage das auf Tabelle VII vorgeführte Schema, das sich gerade auf den berechneten Fall bezieht, vor. Dieses Schema besteht aus zwei Hälften: in der linken sind die

Berechnungen für die einzelnen  $r_n$  eingetragen, in der rechten die zugehörigen Werte  $s$  und die Subtraktion der Werte, die sich auf dieses  $s$  beziehen, d. i. jener nächst niedrigen Zahlen vom ganzen Ahnenverlust oder als Verluste (die subtrahierten Werte bedeuten die Gliederzahl in den Generationen der Sektoren), in denen diese durch die  $n$ -te Generation geschnitten werden; ihre Zahl ist gerade der Wert für  $s$ . Durch Addition der Resultate der einzelnen Posten in der linken Hälfte erhalten wir den Ahnenverlust ( $R_n$ ) und mit dem aus der Tafel abgelesenen  $P_n$  führen wir die Berechnung von  $Z_n$  durch. Ich vermute, daß dieses Schema so klar ist, daß es keiner weiteren Erklärung mehr bedarf. Es muß aber nicht immer zutreffen, daß wir durch Subtraktion der einzelnen Posten in der zweiten Rubrik der rechten Hälfte des Schemas (Subtraktion der Generation für einzelne Sektoren) eine Null bekommen. Es kann geschehen, daß uns die Zahl 1 als Rest bleibt. Dies trifft dann zu, wenn der Ahnenverlust in jener bestimmten Generation „des Durchschnittsindividuums“ eine ungerade Zahl ist; da die Ahnenzahl in den einzelnen Generationen das Vielfache der Zahl 2 bildet, handelt es sich um gerade Zahlen. Von diesem Reste (1) kann man nicht subtrahieren. Dieser Rest repräsentiert uns auch keine Generation irgend eines Sektoren, sondern ist umgekehrt wesentlich ein Ahne, mit welchem ein neuer weiterer Sektor beginnen würde, wenn die gesamte Ahnentafel um eine oder mehrere Generationen reicher wäre. Da dieser Rest eines Gliedes auch in den Gesamtahnenvverlust in der ganzen Ahnentafel gehört, kann er nicht ausgelassen werden. Seine Einrechnung führt man bei der Manipulation einfach so durch, daß man ihn zur Summe der Resultate der linken Hälfte des Schemas zuzählt.

So ein Fall kommt zur Gültigkeit im Beispiel auf Tabelle VIII, das als ein weiteres Beispiel zur Veranschaulichung der praktischen Rechenmanipulation bei dieser Anwendung der Methode zum Messen des Grades und der Intensität der Inzucht auf die Population angeführt sei.

Es handelt sich um den Fall, wo gegenüber der durchschnittlichen Ahnenzahl 8,388.608 in 23 Generationen 3,433.791 wirkliche Ahnen sind; es zeigt sich darum ein durchschnittlicher Ahnenverlust in dieser 23. Generation von 4,954.817. Durch Berechnung konstatieren wir, daß es sich um 12 Sektoren (r23I—XII) handelt, die in der 22-sten, 19-ten, 17-ten, 16-ten

15-ten, 12-ten, 11-ten, 9-ten, 7-ten, 6-ten, 4-ten und 2-ten Generation beginnen. Diesem Zustand entspricht, wie aus der Berechnung auf Tabelle VIII hervorgeht, der Ahnenverlust (23-ste Generation).  $R_{23} = 9,909.651$ , der  $P_{23} = 16,777.214$  gegenübergestellt für den Inzuchtskoeffizienten  $Z_{23}$  den Wert 56.44 gibt.

Auf diese Art, nämlich durch ein für gewisses Durchschnitts-individuum berechneten Inzuchtskoeffizienten in der Population, gewinnen wir freilich Werte gerade nur durchschnittliche und schematische, denn in der Population selbst werden selbstverständlich die Verhältnisse von Individuum zu Individuum verschieden sein und werden auch vielleicht bedeutende Unterschiede auftreten. Für das Gesamtbild und die annähernde Orientierung aber kann uns die Anwendung dieser Art des Messens der Inzucht in der Population gut dienstbar sein.

Ihre Bedeutung liegt hauptsächlich darin, daß gerade so wie beim Individuum auch bei der Population der Inzuchsgrad durch eine Zahl auszudrücken ermöglicht wird und uns so eine größere Möglichkeit, näher zu klassifizieren, in größeren Einzelheiten zu vergleichen, als dies bei der bis jetzt üblichen Einteilung in eine Inzucht in der Nation, Rasse, Geschlecht, Familie usw., wie oben besprochen, geschah, geboten wird.

### Literatur.

- Bayer, H.: Ueber die Vererbung und die Rassenhygiene. — Jena, Fischer, 1912.
- Eeast, E. M. and Hayes, H. K.: Inheritance in maize. — Conn. Agr. Exper. Stat. Vol. 167 — 1911.
- Eeast, E. M. and Hayes H. K.: Heterozygosis in evolution and in plant breeding. — Bull. No. 243 U. S. Dep. Agric. Washington, 1912.
- Gruber-Rüdin: Fortpflanzung, Vererbung, Rassenhygiene. — Katalog der Gruppe Rassenhygiene der Internationalen Hygiene-Ausstellung 1911 in Dresden. — München, Lehmann, 1911.
- Kašpárek Th.: Studienbericht über einige Gestüte Oesterreich-Ungarns und Deutschlands. — Wien, 1895.
- Kohl, Fr.: Z biologie krysy pižmové. — Praha, 1913 (Selbstverlag).
- Kříženecký, J.: Problém vnitřního křížení. — Haškovcova Revue v neuropsychopathologii . . . etc. Jhrg. XI., 1914.
- Pokus o měření stupně a intensity vnitřního křížení a několik poznámek o významu tohoto křížení pro produkci zemědělskou. — Zemědělský Archiv. Jhrg. V., 1914.

- Kříženecký, J.: Eine Methode zur mathematischen Bestimmung und Messung des Inzuchtgrades. — Zeitschr. f. d. landw. Versuchswesen in Oesterreich, Jhrg. 1916.
- Versuch einer methodischen Bestimmung des Inzuchtgrades mittels mathematischer Methode. — Naturwissenschaftliche Wochenschrift, N. F. Bd. 16, Nr. 6, 1917.
- Příbuzenské sňatky. Jich význam pro potomstvo a oprávněnost. (Eugen. Knihovna. Sv. 1) Praha, Borový, 1919.
- Metoda k měření stupně a intensity vnitřního křížení (vnitřní plemenitba) u individua a její aplikace na populaci. — Haškovicova Revue. Jhrg. XVII., 1920.
- Studie o vnitřní plemenitbě. I. — Zemědělský Archiv, Jhrg. XI, 1921.
- Martius: Konstitution und Vererbung. Berlin, Springer, 1914.
- Löhner, L: Inzucht und biochemische Individualspezialität. — Rivista di Biologia. — Vol. III., 1921.
- Mokrý, Th.: Deset let invase bobříka pižmového v Čechách. — Čsl. Zemědělec, Jhrg. I., čís. 37 a 39, 1920.
- Motloch, R.: Geschichte und Zucht der Kladruher Rasse. — Wien, 1886.
- Pearl, R.: A Contribution towards an Analysis of the Problem of Inbreeding. — American Naturalist. Vol. XLII., 1913.
- The Measurement of the Intensity of Inbreeding. — Maine Agricult. Experiment Station, Bulletin No. 215, 1913.
- Plate, L.: Vererbungslehre. — Leipzig, Engelmann, 1913.
- Reibmayr, A.: Inzucht und Vermischung beim Menschen. — Berlin, 1897.
- Rohleder: Die Zeugung unter Blutsverwandten. — Leipzig, Thieme, 1912.
- Růžička, Vlad.: O dědičnosti. — Sbírky „Za vzděláním“, čís. 83, Praha, Vilímek, 1916.
- Dědičnost u člověka ve zdraví a nemoci. — Praha, J. Otto, 1917.
- Biologické základy eugeniky. — Praha, Borový, 1923.
- Schiller—Tietz: Folgen, Bedeutung und Wesen der Blutsverwandtschaft. — 2. Aufl., Leipzig, 1892.
- Shull, G. H.: A pure-line method in corn breeding. Report American Breeders Assoc., Vol. 9, 1909.



## TABELLE I.

# Theoretische Ahnenzahl jedes ums Jahr 1900 lebenden Menschen.

Tabelle aus der Hygienischen Ausstellung in Dresden  
(Reproduziert nach Gruber-Rudin).

vor Jahren (J)	Vor Generationen	Die theoretische Ahnenzahl	Ums Jahr n. Christi	Zeitalter
100	3	8	1800	Napoleons
150	4	16	1750	des 7jähr. Krieges
250	7	128	1650	des 30jähr. Krieges
350	10	1.024	1550	der Reformation
450	13	8.192	1450	d. Erfind. d. Buchdr.
550	16	65.533	1350	des schwarzen Todes
650	19	524.300	1250	d. Mongoleneinfalls
750	21	2.097.630	1150	Friedrich Barbarossas
850	24	16.777.000	1050	Papst Gregors VII
950	27	124.200.000	950	Otto des Großen
1100	31	2,147,500.000	800	Karl des Großen
1300	37	137,440,000.000	600	Mohammeds
1500	43	8,,796,,000,000.000	400	der Völkerwanderung
1900	54	13,,015,,000,000.000	—	Christi Geburt

Die Ahnenzahl in einzelnen Ahnengenerationen bis zu der 57ten Generation.

Generation <i>n</i>	Die Ahnenzahl (berechnet nach der Formel $2^{2n-1}$ resp. $2^n$ ).
I	2
II	4
III	8
IV	16
V	32
VI	64
VII	128
VIII	256
IX	512
X	1.024
XI	2.048
XII	4.096
XIII	8.192
XIV	16.384
XV	32.768
XVI	65.536
XVII	131.072
XVIII	262.144
XIX	524.288
XX	1.048 576
XXI	2.097.152
XXII	4.194.304
XXIII	8.388 608
XXIV	16.777.216
XXV	33.554.432
XXVI	67.108 864
XXVII	134.217.728
XXVIII	268.435.456
XXIX	536.870 912
XXX	1.073.741.824
XXXI	2.147.483.648
XXXII	4.294.967.296
XXXIII	8.589.934.592
XXXIV	17.179.869.184
XXXV	34.359.738.368
XXXVI	68.719.476 736
XXXVII	137.438.953.472
XXXVIII	274.877.906.944
XXXIX	549.755.813.888
XL	1.099.511.627.776
XLI	2.199.023.255.552
XLII	4.398.046.511.104
XLIII	8.796.093.022.208
XLIV	17.592.186.044.416
XLV	35.184.372.088.832
XLVI	70.368.744.177.664
XLVII	140.737.488.355.328
XLVIII	281.474.976.710.656
XLIX	562.949.953.421.312
L	1.125.899.906.842.624
LI	2.251.799.813.685.248
LII	4.503.599.627.370.496
LIII	9.007.199.254.740.992
LIV	18.014.398.509.481.984
LV	36.028.797.018.963.968
LVI	72.057.594.037.927.936
LVII	144.115.188.075.855.872

## TABELLE III.

# Umrechnung der dresdener Tabelle über die theoretische Ahnenzahl jedes ums Jahr 1900 lebenden Menschen.

(Die Zahl der Generationen berechnet nach Formel J/35.)

Vor Jahren (I)	Vor Generationen	Die Ahnenzahl	Ums Jahr n. Christi	Zeitalter
100	3	8	1800	Napoleons
150	4	16	1750	d. 7jähr. Kriege
250	7	128	1650	d. 30 „ „
350	10	1.024	1550	der Reformation
450	13	8.192	1450	d. Erfind. d. Buchdr.
550	16	65.536	1350	des schwarzen Todes
650	19	524.288	1250	d. Mongoleneinfalls
750	21	2.097.152	1150	Friedrich Barbarossas
850	24	16.777.216	1050	Papst Gregors VII
950	27	134.217.728	950	Otto des Großen
1100	31	2,,147,483.648	800	Karl des Großen
1300	37	137,,438,953.472	600	Mohammeds
1500	43	8,,796,093,022.208	400	d. Völkerwanderung
1900	54	18,,,,014,,398,,509,481.984	—	Christi Geburt

TABELLE IV.

# Umrechnung der dresdener Tabelle über die theoretische Ahnenzahl jedes ums Jahr 1900 lebenden Menschen.

(Unter Verwendung der Formel für die Zahl der Generationen  $J/33$ .)

Vor Jahren (J)	Vor Generationen		Ums Jahr n. Christi	Zeitalter
100	3	8	1800	Napoleons
150	4	16	1750	d. 7jährigen Krieges
250	7	128	1650	d. 30jährigen Krieges
350	10	1.024	1550	der Reformation
450	13	8.192	1450	d. Erfind. d. Buchdr.
550	16	65 536	1350	des schwarzen Todes
650	19	524.288	1250	d. Mongoleneinfalls
750	22	4,194.304	1150	Friedrich Barbarossas
850	25	33,554.432	1050	Papst Gregors VII
950	28	268,435.456	950	Otto des Großen
1100	33	8,,589,934.592	800	Karl des Großen
1300	39	549,,755.813.888	600	Mohammeds
1500	45	35,,184,,372,088.832	400	d. Völkerwanderung
1900	57	144,,,,115,,188,,075,855 872	—	Christi Geburt

Die theoretische Ahnenzahl im ganzen Stammbaume bis zu  
einzelnen Generationen inclus.

Generation (n)	Die Ahnenzahl (Pn) nach der Formel $2^n + 1 - 2$
I	2
II	6
III	14
IV	30
V	62
VI	126
VII	254
VIII	510
IX	1.022
X	2.046
XI	4.094
XII	8.190
XIII	16.382
XIV	32.766
XV	65.534
XVI	131.070
XVII	262.142
XVIII	524.286
XIX	1.048.574
XX	2.097.150
XXI	4.194.302
XXII	8.388.606
XXIII	16.777.214
XXIV	33.554.430
XXV	67.108.862
XXVI	134.217.726
XXVII	268.435.454
XXVIII	536.870.910
XXIX	1,073,741.822
XXX	2,147,483.646
XXXI	4,294,967.294
XXXII	8,589,934.590
XXXIII	17,179,869.182
XXXIV	34,359,738.366
XXXV	68,719.476.734
XXXVI	137,438,953.470
XXXVII	274,877,906.942
XXXVIII	549,755,813.886
XXXIX	1,099,511,627.774
XL	2,199,023,255.550
XLI	4,398,046,511.102
XLII	8,796,093,022.206
XLIII	17,592,186,044.414
XLIV	35,184,372,088.830
XLV	70,368,744,177.662
XLVI	140,737,488,355.326
XLVII	281,474,976,710.654
XLVIII	562,949,953,421.310
XLIX	1,125,899,906,842.622
L	2,251,799,813,685.246
LI	4,503,599,627,370.494
LII	9,007,199,254,740.990
LIII	18,014,398,509,481.982
LIV	36,028,797,018,963.966
LV	72,057,594,037,927.934
LVI	144,115,188,075,855.870
LVII	288,230,376,151,711.742

Kombinierte Tabelle über die theoretische Ahnenzahl in einzelnen Generationen und in ganzen Stammbaumsektoren bis zu einzelnen Generationen incl. zur Verwendung bei Berechnung des Inzuchtsgrades in den Populationen.

Generation (n)	Die Ahnen in dieser Generation nach Formel $2 \cdot 2^n - 1$ resp. $2^n$	Die Zahl der Ahnen in einzelnen Stammbaumsektoren von n-Generationen nach Formel $2^{n+1} - 2 + 1$
I	2	3
II	4	7
III	8	15
IV	16	31
V	32	63
VI	64	127
VII	128	255
VIII	256	511
IX	512	1.023
X	1.024	2.047
XI	2.048	4.095
XII	4.096	8.191
XIII	8.192	16.383
XIV	16.384	32.767
XV	32.768	65.535
XVI	65.536	131.071
XVII	131.072	262.143
XVIII	262.144	524.287
XIX	524.288	1.048.575
XX	1.048.576	2.097.151
XXI	2.097.152	4.194.303
XXII	4.194.304	8.388.607
XXIII	8.388.608	16.777.215
XXIV	16.777.216	33.554.431
XXV	33.554.432	67.108.863
XXVI	67.108.864	134.217.727
XXVII	134.217.728	268.435.455
XXVIII	268.435.456	536.870.911
XXIX	536.870.912	1.073.741.823
XXX	1.073.741.824	2.147.483.647
XXXI	2.147.483.648	4.294.967.295
XXXII	4.294.967.296	8.589.934.591
XXXIII	8.589.934.592	17.179.869.183
XXXIV	17.179.869.184	34.359.738.367
XXXV	34.359.738.368	68.719.476.735
XXXVI	68.719.476.736	137.438.953.471
XXXVII	137.438.953.472	274.877.906.943
XXXVIII	274.877.906.944	549.755.813.887
XXXIX	549.755.813.888	1,099,511,627.775
XL	1,099,511,627.776	2,199,023,255.551
XLI	2,199,023,255.552	4,398,046,511.103
XLII	4,398,046,511.104	8,796,093,022.207
XLIII	8,796,093,022.208	17,592,186,044.415
XLIV	17,592,186,044.416	35,184,372,088.831
XLV	35,184,372,088.832	70,368,744,177.663
XLVI	70,368,744,177.664	140,737,488,355.327
XLVII	140,737,488,355.328	281,474,976,710.655
XLVIII	281,474,976,710.656	562,949,953,421.311
XLVIX	562,949,953,421.312	1,125,899,906,842.623
L	1,125,899,906,842.624	2,251,799,813,685.247

TABELLE VII.

Ein Schema für die Berechnung des Ahnenverlustes in dem gesamten Stammbaume aus dem Ahnenverluste in der sechsten Generation und des Inzuchts-Koeffizienten.

Die theoretische Ahnenzahl in der sechsten Generation = 64,  
die Zahl der wirklichen Ahnen = 20, der Ahnenverlust in der  
sechsten Generation = 44.

$R_6 = r_{6I} = 2^{5+1} - 1 = 64 - 1$	$s = 5$	<u>Ahnenverlust 44</u>
$r_{6II} = 2^{3+1} - 1 = 16 - 1$		32
$r_{6III} = 2^{2+1} - 1 = 8 - 1$	$s = 3$	bleibt 12
		8
	$s = 2$	bleibt 4
		4
		bleibt 0
<hr/>		
		86 - 3 =
$R_6 =$		83
$P_6 =$		126
$Z_6 =$	$8300 : 126 = 65.87$	
	740	
	1100	
	920	
	38	

## TABELLE VIII.

Berechnung des Inzuchtskoeffizienten in einem Falle, wo in der 23ten Ahnen-Generation sich ein Ahnenverlust von 4,954.817 zeigt, im Verhältnis zu der theoretischen Ahnenzahl 8,388.608.

		Ahnenverlust 4,954.819	
$R_{23} = r_{23I} = 2^{22+1} - 1 = 8,388\ 608 - 1$		$s = 22 \dots 4,194.304$	
$r_{23II} = 2^{19+1} - 1 = 1,048.576 - 1$		bleibt 760.508	
$r_{23III} = 2^{17+1} - 1 = 262.144 - 1$		$s = 19 \dots 524.288$	
$r_{23IV} = 2^{16+1} - 1 = 131.072 - 1$		bleibt 236.220	
$r_{23V} = 2^{15+1} - 1 = 65.536 - 1$		$s = 17 \dots 131.072$	
$r_{23VI} = 2^{12+1} - 1 = 8.192 - 1$		bleibt 105.148	
$r_{23VII} = 2^{11+1} - 1 = 4.096 - 1$		$s = 16 \dots 65.536$	
$r_{23VIII} = 2^{9+1} - 1 = 1.024 - 1$		bleibt 39.612	
$r_{23IX} = 2^{7+1} - 1 = 256 - 1$		$s = 15 \dots 32.768$	
$r_{23X} = 2^{6+1} - 1 = 128 - 1$		bleibt 6.844	
$r_{23XI} = 2^{4+1} - 1 = 32 - 1$		$s = 12 \dots 4.096$	
$r_{23XII} = 2^{2+1} - 1 = 8 - 1$		bleibt 2.748	
		$s = 11 \dots 2.024$	
		bleibt 724	
		$s = 9 \dots 512$	
		bleibt 212	
		$s = 7 \dots 128$	
		bleibt 84	
		$s = 6 \dots 64$	
		bleibt 20	
		$s = 4 \dots 16$	
		bleibt 5	
		$s = 2 \dots 4$	
		bleibt 1	
<hr/>		<hr/>	
$9,909.662 - 12$			
$+ 1 =$			
$R_{23} = \dots \dots \dots 9,909.651$			
$P_{23} = \dots \dots \dots 16,777.214$			
$Z_{23} = \dots \dots \dots 9,909.65100 : 16,777.214 = \underline{56.44}$			
		$1,029.644/0$	
		$74.011160$	
		$6.9023040$	
		$1914184$	



# Die Bedeutung Mendel's für die Deszendenzlehre.

Von J. P. Lotsy.

---

Die große Bedeutung Mendel's für die Deszendenzlehre erblicke ich in dem Umstande, daß es ihm gelang, festzustellen, welche Kategorie von Organismen eine den Eltern gleiche, welche eine den Eltern ungleiche Nachkommenschaft erzeugt, oder — wie man es häufig auszudrücken pflegt — welche Organismen konstant, welche variabel sind.

Konstant, so wies er nach, sind die homozygoten, variabel die heterozygoten Organismen. Damit war nicht nur ein scharfer Unterschied zwischen variablen und invariablen Organismen gemacht; es war auch die Ursache der Variabilität: Bastardierung, aufgedeckt. Der Entdeckung der konstanten Organismen durch Mendel gesellte sich die Möglichkeit ihrer Analysierung mittels Kreuzung und diese erlaubte Mendel bereits die Konstitutionsformeln oder Erbformeln so mancher Erbsenrasse — seine Hauptversuchspflanze war bekanntlich die Erbse — festzustellen.

Auf die Konstanz der diese Erbformeln zusammenstellenden Symbole, a z. B. für eckige Samen, b für grüne Cotyledonenfarbe etc., kann man sich — so hat es sich herausgestellt — so sehr verlassen, daß noch heutzutage einer Erbsenpflanze mit eckigen Samen und grünen Cotyledonen anstandslos die Formel  $a\ b$  zugeschrieben wird, und daß sie, mit dieser Formel als Grundlage, zur Analyse anderer Erbsenformen benutzt wird.

Mit anderen Worten: man kennt den Mendelschen Konstitutionsformeln der Organismen denselben Konstanzwert zu wie den Formeln der Chemie.

Es beruht demnach die Analyse der Organismen und die Analyse der chemischen Verbindungen auf demselben Prinzip, nämlich auf der Zuverlässigkeit der Konstanz des als Analysator benutzten Organismus, resp. der als solchen benutzten Substanz.

Trotzdem — und es ist dies eine sehr merkwürdige Tatsache — glauben manche Mendelforscher, welche sich tagtäglich bei ihren Arbeiten auf die Konstanz der Erbformeln verlassen,

an eine Veränderlichkeit der Faktoren, welche in den Symbolen dieser Formeln ihren Ausdruck finden.

Selbstverständlich ist eine solche Stellungnahme nur dann möglich, wenn man annimmt, daß die Faktoren in der Tat in der Regel unveränderlich sind und nur ausnahmsweise, sei es in langen Zeitintervallen, sei es nach langer Einwirkung bestimmter äußerer Umstände, veränderlich sind. Erstere Annahme wird, der Anregung de Vries' folgend, von den Mutationisten, letztere, der Anregung Lamarck's folgend, von den Lamarckisten gemacht.

Im Grunde ist der Unterschied zwischen beiden Auffassungen gering, da auch de Vries in der, der sichtbaren Mutation vorangehenden, Prämutationsperiode eine sehr lange Einwirkung von Agentien annimmt, welche in letzter Instanz doch in die Rubrik der Einwirkung äußerer Bedingungen gehört.

Überhaupt beruht schließlich jede Annahme einer Existenz übertragbarer Variabilität auf der Entstehung permanenter Engramme. Ein jeder, der an erbliche Variabilität glaubt, ist *de facto* Lamarckist. Der einzige Unterschied zwischen den beiden oben erwähnten Auffassungen liegt darin, daß nach der Auffassung der Mutationisten nur einzelne, nach der der Lamarckisten sämtliche, Individuen gleicher Konstitution von der Einwirkung äußerer Bedingungen betroffen werden, in welcher Auffassung meines Erachtens die Logik auf der Seite der Lamarckisten ist. Unglücklicherweise, für die Anhänger dieser Hypothese, ist noch in keinem einzigen Falle ein allgemein befriedigender Nachweis einer solchen permanent gewordenen Engrammbildung nachgewiesen worden, ebenso wenig wie, meines Erachtens, ein einwandfreier Fall von Mutation eines Faktors bekannt geworden ist.

Mir scheint, als ob alle Fälle sogenannter erblicher Variabilität oder Mutation nur die Folge von Spaltung heterozygoter Organismen sind, welche man irrtümlicherweise für homozygot gehalten hat.

Diese Auffassung läßt sich natürlich sehr wohl vereinigen mit der m. E. unabweisbaren Annahme, daß der lebenden Substanz wie der leblosen eine bestimmte moleculare Struktur zuzuschreiben ist, und demnach auch mit der, zweifellos in mancher Hinsicht durch das Experiment gestützten, Annahme Morgan's, daß bestimmte Molekulgruppen linear in den Chromosomen angeordnet sind, ja sogar mit der Annahme, daß in solchen Chromosomen homologe Molekulgruppen ihren bestimmten Platz haben.

Aus dem Umstande aber, daß rote Haarfarbe bei Vieh eines roten Schlages von einer Gruppe von Molekeln an der Stelle „A“ des Chromosoms I, sagen wir, verursacht wird und schwarze und weiße Haarfarbe eines schwarzbunten Schlages von einer ebenfalls an der Stelle „A“ eines, dem Chromosom I entsprechenden, Chromosoms gelegenen Molekelgruppe verursacht wird, folgt noch keineswegs, daß diese beiden als I bezeichneten Chromosome ursprünglich identisch gewesen sind, was eine unerläßliche Vorbedingung für den Nachweis einer Mutation des Faktors „A“ wäre.

Auch genügt zum Nachweise von Mutation nicht der Nachweis, daß ein rotes Kalb in einem schwarzen Schlage geboren wird, solange die Beweise fehlen, daß dieser Schlag ursprünglich konstant war und nicht von auswärts ein, wenn auch phaenotypisch dem schwarzen Schlage identisches, Tier darin eingeführt wurde.

Im Gegenteil weiß jeder Züchter des holländischen schwarz-weißen Viehschlages, wie gefährlich eine solche Einfuhr sein kann, weil eben dadurch in einem Stall, in welchem nie ein rotes Kalb geboren wurde, ein solches entstehen kann, sogar dann, wenn in dem Stalle, dem das eingeführte Tier entstammte, ebenfalls nie ein rotes Kalb geboren war. Es ist das ohne weiteres klar, wenn man weiß, daß rot dem schwarz-weiß gegenüber rezessiv ist und zwei Heterozygoten miteinander gepaart werden müssen, um einen rezessiven zu gebären. Wenn also nur in beiden Ställen der Stier homozygot schwarz war, kann ein Teil der Kühe, ja können sogar sämtliche Kühe dieser Ställe heterozygot schwarz-rot gewesen sein, ohne daß je ein rotes Kalb geboren wurde. Wird aber von einem von beiden Ställen ein junges schwarz-weißes Stierkalb angekauft, aufgezogen und schließlich als Stier verwendet, so kann dieser, falls er heterozygot schwarz-rot war, bei einer zwar phenotypisch schwarzen, genotypisch aber schwarz-roten, Kuh ein rotes Kalb verwecken.

Aus diesem Grunde kann ich den Versuchen Morgan's mit *Drosophilen*, welche bekanntlich nicht von einem einzigen Fliegenpaare abstammen, keine Bedeutung für die Mutationsfrage zulegen, wie hoch deren Bedeutung auch für die Eruiierung der Molekularstruktur der Chromosomen anzuschlagen sein mag.

Jedenfalls brauchen wir — nachdem Mendel nachgewiesen hat, wie viele Organismen aus einer einzigen Kreuzung hervorgehen können — die erbliche Variabilität nicht länger zur Erklärung

der Evolution,<sup>1)</sup> sondern können an Stelle der, jedenfalls sehr langsam vor sich gehenden, bis dato völlig hypothetischen Engrammbildung, die schnell zu Resultaten führende und täglich nachweisbare Kreuzung treten lassen.

Dem ist entgegengehalten worden, daß durch Kreuzung nichts neues entstehen könne. Merkwürdigerweise wird diese Auffassung meistens vertreten von jenen Forschern, welche die Faktoren oder Gene als morphologische Gebilde, als die elementaren Bausteine der Organismen betrachten, sodaß ihre Auffassung ihr Analogon finden würde in der Meinung, daß ein Architekt keine neuen Gebäude schaffen könnte, solange er sich bei deren Konstruktion nur einer bestimmten Art von Steinen bedienen dürfte.

Wenn demnach durch Kreuzung zweifellos neue Organismen entstehen können, fragt sich nur, ob diese so oft stattfindet, respektive appliziert wird, daß sie zur Erklärung der Neubildung von Formen in der Natur und in der Domestikation genügt.

Fangen wir mit letzterer an:

Trotzdem recht wenig bestimmtes über den Ursprung unserer Kulturpflanzen und Haustiere bekannt ist, gibt es doch ein Mittel, um mit Bestimmtheit den Nachweis zu bringen, daß Bastardierung bei der Entstehung der ersteren wenigstens eine überwiegende Rolle gespielt hat. Alle Gartenpflanzen und Fruchtbäume nämlich, welche man vegetativ zu vermehren pflegt, wie Tulpen, Hyazinthen, Narzissen, Gladiolen, Birnen, Pflaumen, Apfel etc., geben bei Aussaat eine sehr heterogene Nachkommenschaft, welche deren hybride Herkunft sofort verrät.

Von den Haustieren steht fest, daß viele moderne Rassen von Tauben und Hühnern durch Bastardierung erhalten worden sind, weshalb sollten dann die älteren in anderer Weise entstanden sein?

In einem interessanten Aufsatz im *Scientific Monthly* vom

---

<sup>1)</sup> Der Einwand, daß nicht-sexuell sich vermehrende Organismen durch Variabilität entstanden sein müssen, ist hinfällig, da es sehr fraglich ist, ob es überhaupt Organismen gibt, die sich nie sexuell fortpflanzen, respektive deren Ahnen sich nie sexuell fortgepflanzt haben. Bis vor wenigen Jahren galten noch so große Organismen wie die Laminarien als asexuell und wer hätte bis in allerletzter Zeit wohl an die Möglichkeit von Bastarden bei Basidiomyceten gedacht?!

Jänner 1922<sup>1)</sup> sagt Dr. D. F. Jones vom Connecticut Agricultural Experiment Station in New-Haven:

„Although much of the history of domesticated races is largely surmised, there can be no doubt but that the intercrossing of different species from separated regions has played a very important role in their great alterations to suit the needs of man. Desirable qualities existed in several forms of allied animals in different regions. Tribal migrations and commercial intercourse furnished the means for bringing them together and as far as they were sexually compatible crossing undoubtedly was utilized to combine good features; and also the crossing and resulting variability [*recte*: diversity]<sup>2)</sup> brought out new possibilities not before realized. How else can one account for the great flexibility of domestic races as contrasted to wild species?

The same occurrence of species-hybridization is largely at the bottom of the development of cultivated plants.“

Weil es demnach über jeden Zweifel erhaben ist, daß Bastardierung eine wenigstens überwiegende Rolle bei der Bildung unserer Kulturpflanzen gespielt hat, fragt es sich noch, ob Bastardierung so häufig in der Natur stattfindet, daß man ihr auch mit Fug und Recht die Bildung der Arten zuschreiben darf.

Ich glaube ja und möchte dies durch einige Beispiele erhärten.

Schon Kerner von Marilaun hatte richtig erkannt, daß nicht ein inhärentes Variabilitätsvermögen, sondern die Sexualität und die mit ihr verbundene Gelegenheit zu Bastardierung die Möglichkeit zur Evolution geschaffen hat.

Er selber hat schon hunderte von wilden Arten von Bastarden beschrieben, welche Zahl von Floristen und Feldzoologen — unter letzteren zumal von Ornithologen — so sehr vermehrt worden ist, daß es wohl kaum noch eine Familie von Pflanzen und Tieren gibt, in welchen Bastarde unbekannt sind.

Dennoch konnten — bis auf Mendel — nur diejenigen wilden Formen, welche annähernd intermediär zwischen zwei Arten waren, als Bastarde angesprochen werden, weil man meinte, daß aus der Kreuzung zweier Arten nur eine Bastardform entstehen

<sup>1)</sup> D. F. Jones. Hybridization in Plant and Animal Improvement. Scientific Monthly, January 1922.

<sup>2)</sup> Die eingeklammerten Wörter habe ich hinzugefügt.

konnte und annahm, daß diese, wenn nicht steril, sofort konstant war.

Diese Meinung hatte so sehr festen Fuß gewonnen, daß sogar de Vries auf diese noch einen Unterschied zwischen Artbastarden und mendelnden Varietätsbastarden zu gründen versuchte und seinen Mutanten, welche seiner Meinung nach Bastarde zwischen einer mutierten und einer nichtmutierten Gamete waren, ihrer vermeintlichen Konstanz wegen, Artercharakter zuschrieb.

Seitdem aber bekannt geworden ist, daß auch Artbastarde eine sehr heterogene Nachkommenschaft erzeugen können, sind Kreuzungsnachweise in der Natur möglich geworden, von denen man früher keine Ahnung hatte.

So konnte der bekannte Ornithologe William Beebe auf seiner Reise in Britisch-Indien nachweisen und sich dabei auf von Ghigi in Bologna ausgeführten absichtlichen Kreuzungen stützen, daß eine große Anzahl von Fasanenformen der Gattung *Gennaeus* welche in jüngerer Zeit als neue Arten beschrieben wurden, bloße Spaltungsprodukte von Bastarden bereits langer bekannter Arten waren, sodaß bei den Fasanen in Britisch-Indien Artbildung durch Bastardierung zur Zeit in voller Wirkung ist. Da wir überdies wissen, daß bigenerische Fasanenbastarde vollkommen fruchtbar sein können, wie dies z. B. vom zu früh gestorbenen Kruymel an von ihm ausgeführten Kreuzungen zwischen Amherstfasan und Goldfasan nachgewiesen wurde, liegt kein Grund vor, irgend eine andere Ursache als Kreuzung für die Bildung sämtlicher Fasanen in der Natur anzunehmen.

Auch brauchen wir nicht bei den Fasanen Halt zu machen, denn wir wissen, daß es unter den wilden Hühnern eine Art: die javanische *Gallus varius* gibt, welche einen so ausgesprochenen Fasanenkragen hat, daß kein Grund vorliegt, eine scharfe Grenze zwischen Fasanen und Hühnern zu ziehen; persönlich halte ich es sogar keineswegs für ausgeschlossen, fruchtbare Bastarde zwischen *Gallus varius* und irgend einer Fasanenart zu erzielen, ist es doch bekannt, daß zwischen Haushuhn und Fasan, sei es auch unfruchtbare, Bastarde bekannt sind. Wer noch festhalten möchte an der Überzeugung, daß letzten Endes die Art das Produkt ihrer ehemaligen und jetzigen Umgebung ist, bitte ich, auf die ebenfalls von Beebe ans Licht gebrachte Tatsache aufmerksam machen zu dürfen, daß in England auf dem Gute „Tring“ des Lord Rotschild aus der Vermischung von dort zu

Jagdzuwecken halb wild gehaltenen: *Phasianus colchicus*, *P. torquatus*, *P. versicolor* und *P. pallasi* eine Form entstanden ist, welche von einem typischen *Phasianus sitchuensis* aus dem innern Chinas nicht unterschieden werden konnte. Arten entstehen, ebenso wie Menschenkinder, dort, wo sich deren Eltern z. Zt. aufhalten und können an ihrem Geburtsort bestehen bleiben, wiederum wie Menschenkinder, nachdem ihre Eltern oder einer von diesen gestorben sind, sich auch, ohne von ihren Eltern begleitet zu werden, auf Reisen begeben, daher der Ausdruck Halbweisen oder Ganzweisen für Bastarde in Gebiete, in denen nur eine oder keine der Eltern vorkommt.

Sowie Mendel's Lehre der Aufspaltung von Bastarden die Häufigkeit der Bastardierung bei wilden Phasanen ans Licht brachte, so hat sie uns auch gezeigt, daß Bastardierung bei Pflanzen in der Natur noch weit häufiger ist als früher schon nachgewiesen wurde.

Der erste, welcher die unerwartete Häufigkeit der Bastardierung bei Pflanzen ans Licht brachte, ist wohl Brainerd bei seinen grundlegenden Studien der Amerikanischen *Viola*-Arten gewesen. Seiner letzten Publikation<sup>1)</sup> entnehme ich folgendes:

„I am asked to prepare a statement for the Violet Bulletin, emphasizing the important function of hybridism in furnishing new forms for natural selection to work upon. This has led me to look over my mounted specimens of violet hybrids from the wild and from garden cultures. The large number of sheets that I find is surprising even to myself — 984 — about as many as my herbarium sheets of the species. The total number of distinct hybrids is 89, of distinct species 75.

I may here state that in my first paper on hybrids (*Rhodora* 6 : 213—233 pl. 58. Nov. 1904) the eight there described were from familiar species and were correctly determined as to parentage, and the parents designated by valid names. In March 1906, 16 months later, I described 25 other hybrids occurring along the southeastern New England coast and southward. Some 11 of these hybrids were between a pair of species, at least one of which was currently passing

<sup>1)</sup> Ezra Brainerd. Violets of North America, with an introduction by G. P. Burns. Bulletin 224 of the Vermont Agricultural Experiment Station. December 1921.



under an invalid name. On account of this unsettled condition of specific names I deemed it best for a while not to publish the supposed parental names of a hybrid, and, accordingly, for a period of six years I devoted my study of *Viola* largely to the work of clearing up this nomenclatorial confusion. I visited the herbaria and libraries at Cambridge Mass, Bronx Park, N. Y. Washington D. C. Charleston S. C. and St. Louis, Mo. I collected abundant herbarium specimens in the southern and southwestern states, shipping home living plants of both hybrids and species for garden cultures on as large a scale as practicable.

I have given an account of my work on the 75 species of North American Violets in the preceding pages; and in the six which follow appears a list of the 89 hybrids, which I have in my herbarium. The facts concerning their distribution, the number of sheets of each hybrid in my herbarium and, in cases where the hybrid has been discussed, the place of publication are also cited.

A detailed discussion of violet hybrids will appear in a future bulletin of this station."

Dieser Publikation sehe ich mit Spannung entgegen, denn für mich steht fest, daß eine tiefere Einsicht in der Weise, in welcher die Evolution in der Natur stattfindet, nur von ebensolchen eingehenden Studien wie diese Brainerd's gewonnen werden kann. Sehr zu Recht sagt, meines Erachtens, Burns in der Einleitung zur obengenannten Publikation Brainerds:

"Some of the more important data (of Brainerd's *Viola*-work) may be summarized here. The numerous forms found in the wild may be grouped into three classes, species, hybrids, and anomalous forms which are normally fertile, and come true to seed. These last named forms are the result of hybridism in the remote or recent past. In this way new forms have arisen which, although of hybrid origin, are distinct and stable and, if fairly widespread, may be entitled to specific rank. His experimental work with that of Peitersen, has shown the great wealth of new forms furnished by hybridization upon which natural selection may operate. This work represents one of the most illuminating researches of the present time, throwing light on the problem



of the origin of species. It marks an enormous advance in the methods of the systematic botanist.

In view of the fact that the composition of plants found growing in the wild is so uncertain, I believe that such a study as is here presented is absolutely indispensable to determine the relationstip of the species in any genus of plants. All work in plant breeding should be preceded by such a preliminary experimental analysis of the plants to be used as parents before actual breeding experiments are begun. Only thus can the experiments themselves be properly conducted, only thus can reliable results be secured.<sup>4</sup>

Seitdem ist die Häufigkeit von Bastardierung in der Natur — wenn auch nie in so gründlicher Weise wie von Brainerd — an so vielen Beispielen erhärtet worden, daß Gams in einem vor kurzem erschienenen bemerkenswerten Aufsatz<sup>1)</sup> m. E. mit Recht sagt:

„Überhaupt sind alle, in Nord- und Mitteleuropäischen Gebirgen zahlreiche Neo-endemismen aufweisenden, polymorphen Genera bastard-verdächtig.“

Nicht nur die offensichtliche Anwesenheit von Bastarden in der Natur gibt uns ein Maß für die Häufigkeit der Kreuzung dort, sondern dasselbe Prinzip, welches uns zur Aufdeckung der Bastardnatur so mancher habituell bloß vegetativ vermehrter Kulturpflanzen geführt hat, kann auch Licht werfen auf die wahre Natur gewisser wilden, als Arten beschriebenen, Formen. Diese Überzeugung hat sich während meiner letzten Reise in Nordamerika im vergangenen Jahre an mich aufgedrängt.

Die an Mexiko grenzenden südlichen Staaten, zumal Arizona, sind reich an *Cactaceae*; stark vertreten ist dort die Gattung *Opuntia*, sowohl durch Arten der Sektion mit cylindrischen wie durch solche der Sektion mit flachen Stengelgliedern. Diese Arten vermehren sich habituell vegetativ, mittels abgebrochener Stengelglieder. Vermehrung durch Samen kommt kaum vor, weil den jungen Keimpflanzen dort zur jetzigen Zeit zu eifrig von allerhand Getier nachgestellt wird.

Sehr auffallend ist dort die Diversität innerhalb vieler sogenannten Arten; es blüht z. B. *Opuntia versicolor* in allen

<sup>1)</sup> Gams. „Noch einmal die Herkunft von *Cardamine bulbifera* (L.) Crantz und Bemerkungen über sonstige Halb- und Ganzwaisen.“ Ber. D. Bot. Ges. XL., 1922, p. 362 ff.

Farben und Farbentönen von fast weiß bis dunkelrot; die Gesamtheit macht ganz den Eindruck einer F<sub>2</sub>-Generation einer Kreuzung, deren Diversität durch vegetative Vermehrung — so wie bei unseren Blumenzwiebeln — erhalten wurde. Es interessierte mich denn auch sehr von Mac Dougal zu hören, daß von ihm vor vielen Jahren ausgeführte Kreuzungen zwischen *Opuntia laevis* und *Opuntia discata* eine vielförmige F<sub>1</sub> gegeben hatten, woraus hervorgeht, daß wenigstens eine dieser „Arten“ heterozygot oder mit anderen Worten ein Bastard war. Auch konnte dieser Forscher nachweisen, daß eine dort häufige *Echinocereus*-Art bei Aussaat eine vielförmige Nachkommenschaft gibt, also ebenfalls heterozygot ist. In bezug auf die Opuntien war er überzeugt, daß — praktisch gesprochen — sämtliche Arten der Umgebung Tucsons dieser Gattung eine einzige „breeding community“, ein einziges Syngameon bilden. Bedenkt man nun weiter, daß bei den *Cactaceae* künstliche Bastarde zwischen habituell sehr verschiedenen Formen erhalten sind, z. B. zwischen Angehörigen der Genera *Cereus* und *Phyllocactus*, ja daß sogar triftige Gründe vorliegen, um die in Mexiko wildwachsende *Phyllocactus Akermanni* Lk. für einen Bastard zwischen *Cereus speciosissimus* Dc. und *Phyllocactus phyllanthoides* zu halten — sowohl Gärtner, wie Warscewicz und Lecoq berichten ihn aus dieser Kreuzung erhalten zu haben — und daß gerade die *Cactaceae* wegen der Unschärfe der Art — ja sogar der Gattungsgrenzen — berüchtigt sind, dann ist wohl kaum Zweifel daran möglich, daß die Polymorphie die Opuntien, ja sogar die ganze Formenbildung innerhalb der Familie der *Cactaceae* der Kreuzung zuzuschreiben ist.<sup>1)</sup>

Von einer, in Europa häufigen Pflanze, von der *Erophila verna*, wissen wir durch die Untersuchungen Rosen's, daß an deren Polymorphie Bastardbildung beteiligt ist. Die überaus starke Polymorphie dieser „Art“ legte den Gedanken nahe, daß auch bei ihr die Kreuzungspolymorphie durch irgend eine Art vegetativer Vermehrung erhalten worden war. Als es mir denn auch bei Kreuzung einer castrierten *Erophila*-Form — bei welcher also Selbstbefruchtung ausgeschlossen war — passierte, daß die durch Bestäubung mit fremden Pollen erhaltene Nachkommenschaft fast

<sup>1)</sup> Es wäre gewiß interessant, die sich so oft vegetativ vermehrenden europäischen Saxifragen auf deren Samenbeständigkeit zu prüfen.

ausnahmslos der Mutter gleich war, lag es auf der Hand auch bei ihr Apogamie zu vermuten. Diese Vermutung ist inzwischen durch eine cytologische Untersuchung meines Materiales durch Herrn J. P. Bannier, welcher in Kürze selber darüber berichten wird, zur Gewißheit geworden. Die große Rolle, welche Apogamie bei der Erhaltung der Vielförmigkeit von *Hieracium*, *Taraxacum* etc. spielt, ist natürlich seit langem bekannt.

Sollte sich weiterhin die von Ernst ausgesprochene und sehr plausibel gemachte Vermutung bestätigen, daß Apogamie überhaupt eine Folge von Bastardierung ist, dann hätten wir in dem bloßen Nachweis der Apogamie — und wir wissen, daß immer mehr Fälle von Apogamie bekannt werden — ein weiteres Mittel, um die Häufigkeit der Bastardierung in der Natur zu bestimmen.

Ein anderes Mittel bietet uns die cytologische Untersuchung des Chromosomensatzes mancher „Arten“, indem es sich — durch die Untersuchungen Täckholm's, Harrison's und Miß Blackburn's — herausgestellt hat, daß es in der Natur „Arten“ gibt, welche neben gepaarten auch ungepaarte Chromosomen in ihren Kernen führen, welche Tatsache auf Bastardierung von Arten mit verschiedenen Chromosomenzahlen hinweist.

Daß solche Arten in der Tat miteinander bastardieren können, haben Dr. Harrison und Miß Blackburn vor kurzem für *Salix* nachgewiesen, so daß der Schluß, zu welchen Täckholm kam, daß sämtliche Rosen der Sektion *Caninae*, welche in Europa, Nord-Afrika und Klein-Asien wachsen und welche immer als gute Arten betrachtet wurden, in der Tat sich in irgend einer Weise apomiktisch vermehrende, sehr alte Fi-Bastarde sind, wohl kaum unrichtig sein kann.

Bedenkt man weiter, daß Bremer bei *Saccharum* den Nachweis erbracht hat, daß eine *Saccharum*-Art mit 56 Chromosomen, mit einer solchen mit 40 Chromosomen in den Gameten bastardiert, einen Bastard mit 136 Chromosomen bilden kann, indem die 40 Chromosomen der einen Art sich durch Längenspaltung verdoppeln, dann ist dadurch Winge's Hypothese der „indirect Chromosome-binding“ Tür und Tor geöffnet und die Möglichkeit geschaffen, daß der Chromosomensatz einer Art von verschiedenen anderen Arten herkommen kann. So öffnen sich immer neue Gesichtspunkte zur Betrachtung der Artbildung vom Standpunkte der Kreuzung.

Fürchtete ich nicht zu lang zu werden, ich könnte noch auf so manchen neuen Gesichtspunkt hinweisen, ich begnüge mich damit auf die Mooskreuzungen F. von Wettstein's<sup>1)</sup> aufmerksam zu machen, welche soeben erschienen sind, auf die Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung von Basidiomyceten von Kniep, in den Verhandlungen der Physikalisch-Medizinischen Gesellschaft zu Würzburg, Bd. 47, 1922, Nr 1, aus welcher die Heterozygotie von Basidiomyceten in bezug auf das Geschlecht hervorgeht, welche durch zahlreiche Kreuzungsversuche näher untersucht wurde und auf die Erhaltung eines Bastardmyceliums von *Panaeolus campanulatus* und *P. fimicola* durch R. Vandendries, wörtlich dieser so eben in seinen „Recherches sur le Déterminisme sexuel des Basidiomycètes, Mémoires de l'Académie Royale de Belgique, Tome V, 1923, berichtet.

Durch diese letzteren Untersuchungen wird die Suche nach Bastarde unter den Hutpilzen in der Natur nahegelegt, und muß auch bei dieser Gruppe künftighin mit einem möglichen Einfluß von Bastardierung auf der Formbildung gerechnet werden.

Damit soll nicht geleugnet werden, daß wohl einmal „versehentlich“, durch unregelmäßige Chromosomenverteilung, durch „crossing-over“, durch eine unterbliebene Reduktionsteilung oder Spaltung von Chromosomen, welche zu Polyploidie führt, in einem Worte durch gelegentliches Verfehlen des Verteilungsapparates erblicher Qualitäten, neue Formen entstehen können; die *vera causa* der „Art“-bildung und somit eines bedeutenden Teiles der Evolution aber, erblicke ich, mit Kerner von Marilaun, in der Sexualität und in der mit dieser verbundenen Möglichkeit der Kreuzung, deren große Bedeutung für die Schaffung neuer Formen uns von Mendel gelehrt wurde.

Velp, im Februar 1923.

---

<sup>1)</sup> Fritz von Wettstein. Kreuzungsversuche mit multiploiden Moosrassen, Biol. Zentralblatt. 31. Jänner 1923, S. 71.

# Die Veredelung der holländischen Varietäten von *Hyacinthus orientalis* L. und damit im Zusammenhang: einige Ergebnisse über Selbstbestäubung und Kreuzbestäubung bei diploiden und heteroploiden Formen dieser Pflanzenart.

Von Dr. phil. **W. E. de Mol**, Amsterdam.

(Mit einer Tafel und einer Abbildung im Texte.)

In meiner Broschüre aus dem Jahre 1920 (III) habe ich bereits darauf hingewiesen, daß es für die holländischen Züchter nicht mehr möglich sein wird, die Veredelung der seit länger als drei Jahrhunderten in Holland kultivierten Hyazinthen unter Anwendung der Mendelschen Gesetze vorzunehmen, wenn wir zu der Annahme berechtigt sind, daß die Spaltungen erblicher Eigenschaften gemäß den Gesetzen von Mendel in sehr engem Zusammenhang stehen mit dem minutiösen Reduktionsteilungsmechanismus der diploiden Organismen oder vielleicht in diesem ihren Ursprung finden.

Der Grund dafür ist, daß die jetzt noch wenig beliebten diploiden Varietäten, die, was Größe und Stärke betrifft, ihren Höhepunkt in Formen wie der Marchioness of Lorne, Roi des Belges, Garibaldi, Gertrude und Yellow Hammer gefunden haben, langsam aber sicher durch robustere Varietäten mit einer erhöhten Anzahl Chromosomen verdrängt zu werden drohen.

„Ihr seid in den Morast der Heteroploidie geraten!“ habe ich den Züchtern zugerufen. „Versucht wieder herauszukommen, indem Ihr — zugleich auf Rentabilität bedacht — die noch bestehenden diploiden Varietäten in einem Kulturmonument vereinigt. Pflanz sie an in einem gemeinsamen Garten und erhaltet auf diese Weise gleichzeitig viele wertvolle Eigenschaften,

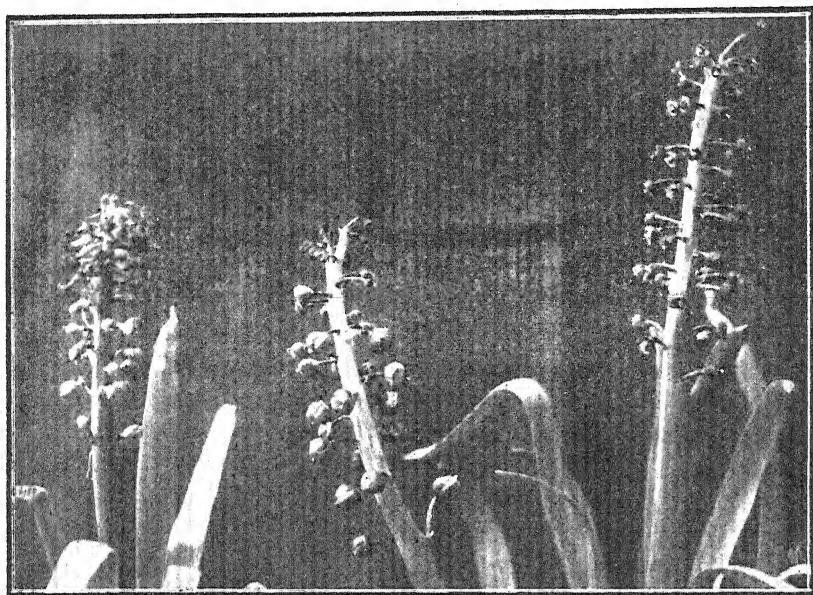
die im Zusammenhang mit der großen Wandlung, die sich in Euren Kulturen vollzieht, jetzt verloren zu gehen drohen. Worin besteht diese Wandlung? Früher habt Ihr unzählige Varietäten in kleinen Mengen gezogen. Im Gegensatz dazu betreibt Ihr jetzt die Zucht von wenigen Varietäten im Großen. An Stelle des Verfahrens von Vielem wenig zu gewinnen, ist die Methode getreten: von Wenigem viel.“

Da dies aus vielerlei Gründen nicht geschieht, kann bald die Zeit kommen, wo wir sagen dürfen: die Gesetze von Mendel sind im strengen Sinne des Wortes niemals bei der Veredelung der holländischen Hyazinthen angewandt worden und jetzt gehört sogar die Möglichkeit exakter Erblichkeitsuntersuchung nach den Regeln von Mendel bei dieser höchst merkwürdigen Kulturpflanzenrasse zur Vergangenheit, eine Tatsache übrigens, die nicht einzig in ihrer Art ist, wie sich aus meinen fortgesetzten zytologischen Untersuchungen über Kulturpflanzen ergeben hat, eine Wahrheit jedoch, die den Reiz in sich schließt, nach Erblichkeitsgesetzen für heteroploide Pflanzen und Tiere zu suchen.

Es ist zu verstehen, daß die Züchter — Wahrscheinlichkeiten abgeneigt, die ihnen vielleicht zu abstrakt erscheinen — lieber bei einer alten umständlichen Art der Veredelung verharren: der Kreuzung von Hybriden, von denen sie gerne zwei oder mehr Eigenschaften in einem neuen Bastard vereint sehen wollen. Denn so sind sie zu den heutigen schönen, großen, starken Rassen gekommen. Die Bedeutung der Tatsache, daß sie Formen mit einer erhöhten Anzahl Chromosomen ausgewählt haben, konnten — und leider . . . können — sie natürlich nicht im geringsten vermuten. (Siehe II, III, IV.)

Selbstverständlich ist es eine langwierige und mühsame Arbeit, die erblichen Eigenschaften der Hyazinthen genau zu analysieren, selbst dann, wenn man über eine genügende Anzahl diploider Bastarde zu verfügen hat. Das erste Bedenken ist, daß es 6 oder 7 Jahre dauert, ehe die jungen Pflanzen blühen und daß dann in der Regel in diesem Zeitraum viele Pflanzen eingegangen sind. Ein zweiter Einwand, der uns nötigt, vielerlei Umwege einzuschlagen, wird sich aus dem kurzen Bericht ergeben, den ich hier über Bestäubungsversuche mitteilen werde, die im Frühling 1921 von mir angestellt worden sind.

Für diese Versuche wurden im Herbst 1920 Zwiebeln ausgesucht, von denen anzunehmen war, daß sie mit möglichst großer Dolde blühen sollten. Die Zwiebeln wurden jede für sich in Töpfe in den Garten gepflanzt. Ehe die Blumen sich geöffnet hatten, wurden die Töpfe hereingeholt. Die ganze Blütendolde wurde durch einen Pergamentbeutel vor Insekten geschützt. Bei der Hyazinthe ist es praktisch unausführbar, jede Blüte mit einem Beutel zu umhüllen. Das Experiment wurde an einigen hundert Pflanzen exakt durchgeführt. Es kann angenommen werden, daß



von jeder Dolde im Durchschnitt 40 Blüten bestäubt wurden. Sowohl bei der Selbstbestäubung wie bei der Kreuzbestäubung wurde das Perigonium mit den Antheren durch einen Ringschnitt über dem Gynaecium entfernt. Bei der Selbstbestäubung geschah dies, als die Antheren sich geöffnet hatten. Bei der Kreuzbestäubung fand es früher statt. Diese Verwundung hatte keine nachteiligen Folgen für die Befruchtung.

#### A. Selbstbestäubung und Kreuzbestäubung bei diploiden Varietäten. (16 Chromosomen.)

Für die Selbstbestäubung wurden folgende Varietäten in mehreren Exemplaren verwandt: Baron van Tuyll, Garibaldi,



Général Pélissier, Gertrude, Homerus, Linnaeus Marchioness of Lorne und Robert Steiger. Alle Varietäten wurden als Mutterpflanze oder als Vaterpflanze gebraucht. Die Selbstbestäubung fand sowohl geitonogam wie autogam statt. Was die geitonogame Bestäubung angeht, sei dazu bemerkt, daß der Pollen nicht nur auf den Stempel einer Blüte derselben Dolde überbracht wurde, sondern ebenfalls auf die Blüte eines zweiten Blütenstengels, der sich aus derselben Zwiebel entwickelt hatte oder eines Blütenstengels, der aus einer anderen Zwiebel entsprossen war.

Diese Bestäubungen hatten zum Ergebnis, daß nur zwei Blütendolden der Général Pélissier einige augenscheinlich gute Samen geliefert hatten. Keimpflanzen habe ich jedoch bisher nicht wahrgenommen.

Von verschiedenen anderen alten, kleinen Varietäten, die ich zwar nicht zytologisch untersucht habe, von denen ich jedoch aus einigen Gründen annehmen kann, daß sie diploid sind, versuchte ich gleichfalls durch Selbstbestäubung Samen zu gewinnen. Es ist mir aber nicht gelungen.

Kreuzbestäubung dagegen hat stets gute Ergebnisse geliefert. So habe ich allein durch wechselseitige Kreuzung von Yellow Hammer und Gertrude  $\pm$  1300 Samen geerntet.

#### B. Selbstbestäubung und Kreuzbestäubung bei heteroploiden Varietäten. (16—30 Chromosomen.)

Beide wurden bei den Varietäten Grand Maître und den daraus entstandenen Knospenvariationen Generaal de Wet, Graf Zeppelin, Grand Maître giganteus vorgenommen; bei King of the Blues und verschiedenen Knospenvariationen; bei Lord Balfour und dessen rosa Knospenvariation; bei Gigantea und Lady Derby. Alle diese Varietäten sind triploid: 24 Chromosomen. Ferner wurden verwandt: Nimrod (19 Chr.); Rosea maxima (20 Chr.); City of Haarlem (23 Chr.); Cardinal Wiseman (27 Chr.); L'Innocence (27 Chr.); Garrick (28 Chr.); La Grandesse (28 Chr.), Totilla (30 Chr.). Ferner viele Varietäten, von denen aus guten Gründen anzunehmen ist, daß sie heteroploid sind. Nur die Varietäten Albertine und Arentine Arendsen haben infolge



von Selbstbestäubung einige Samen geliefert, über deren Qualität noch nichts festgestellt ist.

Die Kreuzbestäubung hatte stets befriedigende Resultate.

### C. Kreuzbestäubung zwischen diploiden und heteroploiden Varietäten.

Sie wurde von mir an vielen der genannten Varietäten vorgenommen. Es schien mir dabei von Bedeutung zu sein, ausfindig zu machen, ob vielleicht Störungen festzustellen sein würden, wenn die Größenunterschiede zwischen Mutter- und Vaterpflanze hinsichtlich aller Organe, also auch von Pollenkörnern und Embryosäcken, erheblich waren. Dafür wurden z. B. die Blüten mehrerer Exemplare von Lady Derby (24 Chr.) und L'Innocence (27 Chr.), zwei sehr großen Varietäten, mit denen von L'Espérance, einer alten Varietät mit auffallend kleinen Blumen gekreuzt.

In diesen Fällen und in allen übrigen, bei denen der Versuch mit dieser Absicht unternommen wurde, entstanden stets zahlreiche taugliche Samen, so daß in dieser Hinsicht vielleicht kein Hindernis zu fürchten ist.

Alle besprochenen Fälle bringen mich zu der Schlußfolgerung, daß Selbstbestäubung praktisch ausgeschlossen ist und daß Kreuzbestäubung bestimmt notwendig ist, um gute Samen zu erhalten; wie ich bereits bemerkt habe, erschwert dieser Umstand die Analyse der erblichen Eigenschaften in hohem Maße. In einigen Fällen blieb ein guter Fruchtausatz nach Kreuzbestäubung aus. Es muß sich noch näher ergeben, ob die Ursache dieser Erscheinung in äußeren oder inneren Verhältnissen zu suchen ist. (Siehe IV.)

Von besonderer Anziehungskraft für mich war die Vornahme von Kreuzbestäubungen zwischen bestimmten Varietäten und den daraus durch somatische Variation entstandenen Formen.

Zunächst die Kreuzungen zwischen der Muttervarietät und ihren somatischen Variationen, die sich in der Farbe der Blüte von ihr unterscheiden. In großem Maßstabe habe ich diesen Versuch ausgeführt an Grand Maître und verschiedenen seiner Knospenvariationen, z. B. den bereits genannten Generaal de Wet und Graf Zeppelin. Den gleichen Versuch machte ich

mit King of the Blues und seinen noch zahlreicheren in der Farbe abweichenden Knospenvariationen.

Dann die Knospenvariationen, welche in der Form von der Muttervarietät abweichen. Hauptsächlich habe ich Grand Maitre gigantes mit Grand Maitre oder einer seiner in der Farbe abweichenden Knospenvariationen gekreuzt.

In keinem der erwähnten Fälle wurde durch Kreuzbestäubung irgend ein Resultat erzielt.

Zum Schluß zwei Knospenvariationen, die zytologisch von der Muttervarietät zu unterscheiden sind und von dieser in Form und Farbe abweichen. (Siehe VI.)

Das sind die Zwergvarietäten mit 18 beziehungsweise 21 Chromosomen, die durch somatische Variation aus King of the Blues (triploid, 24 Chr.) entstanden sind.

Auch hier hat Kreuzbestäubung mit King of the Blues oder mit Queen of the Pinks, einer triploid gebliebenen somatischen Variation von King of the Blues, zu keinem Ergebnis geführt.

Durch diese Tatsache wird, obwohl unnötigerweise, der Beweis verstärkt, daß diese zytologisch unterscheidbaren Zwergformen in der Tat durch somatische Variation aus King of the Blues entstanden sind.

In all diesen Fällen hat die Variation im Soma also zu geringe Unterschiede hervorgebracht, als daß Bestäubung zwischen der Muttervarietät und ihrer Knospenvariationen mit Kreuzbestäubung gleichzustellen wäre.

Die Tatsache, daß Kreuzbestäubungen zwischen diploiden und heteroploiden Hyazinthen oder zwischen heteroploiden Hyazinthen unter einander meistens ebenso gut glücken wie zwischen diploiden Hyazinthen führt uns zu der Schlußfolgerung, daß die Periode der Diploidie bei den holländischen Hyazinthen auf immer vorüber ist.

Im Jahre 1884 schrieb Krelage (siehe I) einen Artikel über Befruchtung von Hyazinthen, der hier jedoch außer Betracht bleiben kann. Sicher ist, daß bereits damals künstliche Kreuz-

bestäubung zwischen diploiden und heteroploiden Hyazinthen stattgefunden hat. Man achte auf die Jahre, in denen bereits bekannte heteroploide Formen im Handel waren. (Nr. III und V.)

Pflanzenphysiologisches Laboratorium  
von Prof. Dr. Ed. Verschaffelt †,  
Amsterdam.

### Literatur.

- I. J. H. Krelage. Künstliche Befruchtung von Hyazinthen. Gartenzeitung, Jahrg. III., 1884, p. 326—328.
- II. W. E. de Mol. Over het optreden van heteroploïde Hollandsche variëteiten van *Hyacinthus orientalis* L. en de chromosomengarnituur van deze plantensoort. Verslag Gewone Vergadering der kon. Ak. v. Wet., Amsterdam, Wis — en Natuurk. Afd., 1920, Deel XXIX. (Zu deutsch: Über das Auftreten heteroploider holländischer Varietäten von *Hyacinthus orientalis* L. und die Chromosomengarnitur dieser Pflanzenart.)
- III. W. E. de Mol. Nieuwe banen voor het winnen van waardevolle variëteiten van bolgewassen. Nachdruck aus dem: Weekblad voor Bloembollencultuur, nos 37, 41 en 44—48, Jg. 31, 1920. (Zu deutsch: Neue Wege für die Gewinnung wertvoller Varietäten von Zwiebelgewächsen.)
- IV. W. E. de Mol. Over den invloed van kulturomstandigheden op habitus en partieele steriliteit der pollenkorrels van *Hyacinthus orientalis*. Versl. Gew. Verg. der kon. Ak. v. Wet., Wis — en Natuurk. Afd., 1921, Deel XXIX. (Englisch: On the influence of circumstances of culture on habitus and partial sterility of the pollen-grains of *Hyacinthus orientalis*. Proceedings Vol. XXIII.)
- V. W. E. de Mol. De l'existence de variétés hétéroploïdes de l'*Hyacinthus orientalis* L. dans les cultures hollandaises. Arch. Neerl. des Sc. exactes et naturelles, série III. B., tome IV., pag. 18, 1921 (holländisch: Over het voorkomen van heteroploïde variëteiten van *Hyacinthus orientalis* L. in de Hollandsche kulturen. Genetica, 1921.)
- VI. W. E. de Mol. Over het ontstaan van hypo-triploïde dwerghyacinthen uit triploïde Hollandsche variëteiten door somatische variatie. Versl. Gew. Verg. der kon. Ak. v. Wet., Wis—en Natuurk. Afd., 1921, Deel XXX. (Englisch: On Hypotriploid Dwarf-hyacinths derived from Triploid. Dutch Varieties through Somatic Variation. Proceedings Vol. XXIV.)

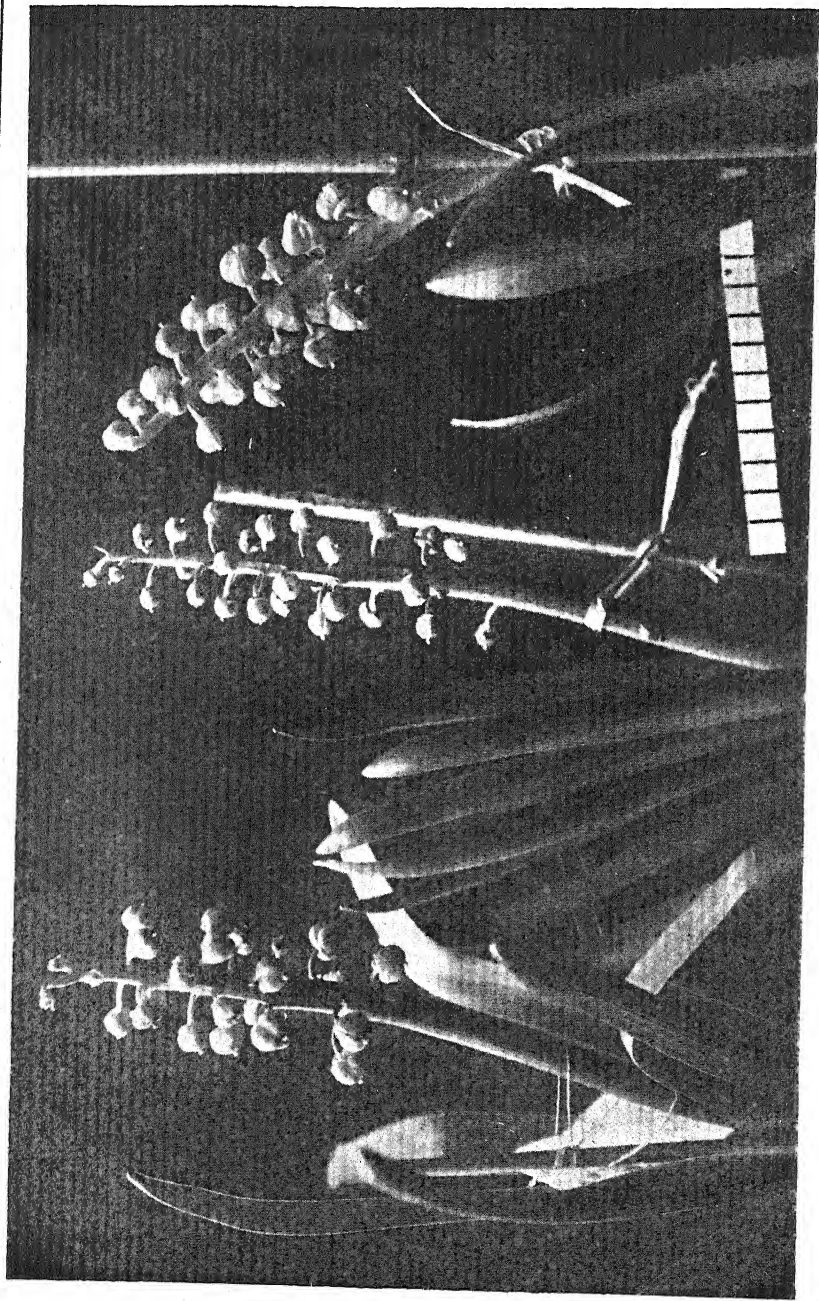
- VII. Het verdwijnen der diploïde en triploïde magnicoronate narcissen uit de groote cultures en het er voor in de plaats treden van tetraploïde vormen. Versl. Gew. Verg. der kon. Ak. v. Wet., Wis—en Natuurk. Afd., 1922, Deel XXXI. (Englisch: The disappearance of the diploid and triploid magnicoronate narcissi from the larger cultures and the appearance in their place of tetraploid forms.)

Photographie I:

Links: L'Espérance (16 Chr.) bestauct mit L'Innocence.  
 Rechts davon: 2 Blütenstengel von Général Pélissier, aus derselben Zwiebel entsprossen. Die Blüten des linken Stengels bestauct mit L'Innocence; die Blüten des rechten Stengels bestauct mit eigenem Pollen.

Photographie II:

Links: L'Innocence (27 Chr.)  
 In der Mitte: Generaal de Wet (24 Chr.) } bestauct mit Général  
 Rechts: Blancheur à Merveille } Pélissier (16 Chr.).



W. E. de MOL, Amsterdam.



# O potomstvu pražských samičích jehlancových topolů.

(Prof. B. Němec, Praha, ústav pro fyziologii rostlin Karlovy university.)

V literatuře udává se obyčejně, že vedle převažujícího množství samčích exemplářů jehlancového topolu vzácně rostou na některých místech též stromy samičí. Jediný konkrétní údaj nalezl jsem v Neilreichově Květeně Dolních Rakous, v níž čteme, že se nalézaly samičí pyramidové topoly na Okružní třídě, na místě pozdější budovy říšské rady. Moje osobní dotazy u vynikajících dendrologů měly výsledek záporný. Žádný nedovedl udati konkrétně, kde by samičí pyramidové topoly dosud rostly.

Praha má dosud tři samičí pyramidové topoly a sice dva na Slovanském ostrově, jeden na Střeleckém. Na ostrově Slovanském byly původně tři, tvořily svou skupinu oddělenou mezerou od ostatních, samčích pyramidových topolů jedné řady, po válce byl jeden ze stromů zbytečně poražen. Samičí tyto stromy byly objeveny r. 1906 architektem B. Münzbergerem, který o nich podal zprávu v posledním ročníku Fričova Vesmíru. Stromy samičí mají typický tvar stromů samčích, také listy se od nich neliší. Bez květů nelze je od sebe rozeznati. Jsou bohatě plodné a na jaře vypouštějí veliké množství semen. Značná část klíčivých semen zůstává v jehnědách, s nimiž spadávají pod stromy.

R. 1907 sebral arch. Münzberger semena pyramidových topolů na Slovanském ostrově, vysel je a přinesl do mého ústavu tři semenáče, které však vysazený na záhon do volné půdy záhy zašly. V r. 1908 sebral jsem pod jedním ze stromů na Slovanském ostrově počátkem června zralá semena spadlá po dešti s jehnědami a dal je vysít v pokusné zahrádce svého ústavu. Vzešlo asi 40 semen, po vysazení do volné půdy zbylo 25 rostlin. Ty pak byly přeneseny do Společenské zahrady v Krči, kdež byly vysázeny do školky v jedné řadě. Z těch zašlo brzo 5 jedinců, v r. 1913 zbylo statných 20 stromků, jež byly fotografovány. R. 1914 vzaty z nich řízky a vysázeny v pokusné zahrádce na Albertově, kdež se většinou dosud drží, ač velmi trpí mládeží, která trvale do pokusné zahrádky vniká a ji pustoší. V r. 1916

byly stromky v Krči znova fotografovány. Rostly v písčité půdě a sucha v r. 1917 je tak poškodila, že v r. 1918 všechny uschly. V r. 1913 přinesl do ústavu arch. Münzberger opět tři semenáče, téh ž roku vysel jsem větší množství semen a obdržel značné množství semenáčů, které byly fotografovány. Jelikož jsem v pokusné zahrádce neměl pro ně místa, nemohl jsem je do volné půdy vůbec vysázeti.

Především třeba zodpovědět otázku, jakým asi pylem byly samičí topoly pyramidové zúrodněny. V jedné řadě s nimi rostou samčí topoly pyramidové a je tedy nejvýše pravděpodobno, že jejich pyl zúrodnil samičí stromy pyramidových topolů. Že by bylo opylení způsobeno vzdálenějšími samčími stromy topolu černého ze sousedních ostrovů Židovského a Střeleckého, není pravdě podobno.

Kdyby oba rodiče byly homozygotní a stejné genotypické konstituce, muselo by potomstvo býti opět homozygotní a tedy vesměs charakteru pyramidových topolů. Avšak ve skutečnosti bylo shledáno, že ze semen samičích pyramidových topolů vyrostlo potomstvo velice rozmanitého vzezření, prostě řečeno objevilo se v něm štěpení. Ze dvaceti stromků vysázených v Krčské zahradě ani dva stromky nebyly úplně stejné. Tři jedinci měly vzrůst jehlancový, jeden byl téměř shodný s topolem černým, mezi ním a pyramidovými stromky tvořila ostatní individua přechody. Z pyramidových stromků jeden rostl slabě, měl tenké větévky, malé listy a uschl již v r. 1916. Druhý stromek rostl rychle, měl statnější větévky, ale poměrně malé listy s kadeřavě zkroucenými okraji. Listy byly slabě lesklé a tmavě zelené. Třetí pyramidový strom byl v celku podoben typickému topolu pyramidovému. Z ostatních stromků jeden vynikal velice bujným vzrůstem, široce rozkladitými větvemi a velikými, světle zelenými, lesklými listy. Připomínal tedy typický topol černý. Mezi ním a topoly pyramidovými byly, jak již řečeno, přechody i ve vzrůstu i ve tvaru, velikosti a zbarvení listů.

Poněvadž se tedy potomstvo samičích pyramidových topolů pražských štěpí, třeba mít za to, že aspoň jeden z rodičů anebo oba jsou heterozygotní, to jest bastardního původu. Jenom pokusy a kultury mohly by rozřešiti jednoznačně otázku, který z rodičů je heterozygotní, či snad zda-li jsou heterozygotními oba. Můžeme si v této věci učiniti jenom nepřímou úsudek, který však bude mít pouze cenu domněnky.



Především, jaký je původ topolu jehlancového? Většinou se má za to, že to je jehlancová, fastigiatní mutace topolu černého. Jehlancové formy se objevují u velmi mnohých druhů stromů a názor svrchu uvedený, jehož je také H. de Vries přívržencem, je docela dobře přijatelný. Poněvadž se táž mutace zpravidla opětovaně objevuje, není žádné překážky domnívati se, že mohla vzniknouti pyramidová mutace černého topolu samčí i samičí. Týká-li se mutace jenom jedné pohlavní buňky, při čemž mutující schopnosti dominují, může vzniknouti heterozygotní mutant. Takovým způsobem mohly by pyramidové topoly obou pohlaví býti heterozygotní konstituce, anebo aspoň jeden z nich, třeba obě pohlaví byla vznikla mutací.

Takovýmto způsobem možno by bylo vysvětliti vznik heterozygotních topolů pyramidových obojího pohlaví. Poněvadž se, podobně jako u jiných heterozygotních kulturních stromů, rozmnožování pyramidových topolů děje vegetativně, ježto ze semen dostaneme štěpící generaci velmi mnohotvárnou, nebylo dosud štěpení poukazující na heterozygotní jejich konstituci poznáno. Že se rozmnožují hlavně nebo skoro výhradně stromy samčí, je pochopitelné, neboť samičí stromy jsou nepříjemné vypouštěním chloupkatých semen, jež znečišťují jejich okolí.

Je-li i samčí topol pyramidový heterozygotní, musí produkty bastardace mezi ním a samičím topolem černým, kteroužto bastardaci ve přírodě nejspíše lze ještě očekávati, štěpiti již v první generaci. Z takové bastardace pocházejí asi jihočeské stromy topolové polopyramidového vzrůstu, jež byly svého času popsány v časopisu „Krása našeho domova“ (1909). Mají větve šikmo vzhůru rostoucí, koruny následkem toho vějířovitě nahoře rozšířené, nikoli úzce stažené, jako u typického topolu jehlancovitého. Ale nutno doznati, že je také možno, že tyto stromy jsou jednou z pozdějších generací bastardace mezi ♂ topolem jehlancovitým a ♀ topolem černým. Jelikož však jde o topoly v řadě vysázené a umělé rozmnožování topolů se děje vegetativně, semenáčů však ve přírodě vzroste u nás velmi málo, lze spíše počítati, že tu běží o jedince, náležejícího k první generaci zmíněného křížení. Je-li tomu tak, svědčilo by to ve prospěch názoru, že i ♂ topol jehlancovitý je heterozygotem.

# Über die Nachkommen einer weiblichen Pyramidenpappel.

(Prof. B. Němců, Prag, pflanzenphysiologisches Institut der Karls-Universität.)

Im Jahre 1906 entdeckte der Prager Architekt B. Münzberger auf der Sophieninsel (jetzt Slavische Insel) in Prag drei weibliche Pyramidenpappeln. Es waren alte Bäume von ganz normalem Pyramidenwuchs, ziemlich dicht bei einander wachsend. Später entdeckte er noch einen etwas jüngeren Baum an der nahen Schützeninsel. Von den drei ersten Bäumen wurde einer nach dem Kriege gefällt, die übrigen stehen noch. Architekt Münzberger säte im Frühjahr 1907 Samen dieser Pyramidenpappeln aus, er bekam drei Sämlinge, die im Versuchsgarten meines Institutes auf Beete ausgesetzt wurden, sie gingen jedoch ein. Im Jahre 1908 sammelte ich anfangs Juni Samen eines der drei Bäume an der Slav. Insel, ließ sie im Versuchsgarten aussäen und bekam etwa 40 Sämlinge, von welchen jedoch nach dem Aussetzen in freien Boden nur 25 Individuen übrig blieben. Diese wurden dann in den sog. Gesellschaftsgarten in Krč bei Prag überpflanzt. Sie wuchsen anfangs ganz üppig, es gingen jedoch bald 5 Exemplare ein, im Jahre 1913 wurden die übriggebliebenen 20 Exemplare photographiert. 1914 wurden in den Versuchsgarten meines Institutes Stecklinge von ihnen gebracht, wo sie noch kümmerlich weiterwachsen. Die Exemplare im Krčer Garten wurden 1916 abermals photographiert. Da sie jedoch in einem trockenen Sandboden wuchsen, litten sie sehr unter der Trockenheit der Jahre 1917 und 1918 und starben im letzteren Jahre alle ab. Ich säte im Jahre 1913 nochmals Samen einer weiblichen Pyramidenpappel aus, photographierte die Sämlinge, fand jedoch im Garten keinen Raum zu ihrem Aussetzen.

Schon an jungen Sämlingen ist leicht festzustellen, daß sich die einzelnen Individuen von einander unterscheiden, und zwar sowohl in der Blattgestalt, als auch in der Farbe der Achse und in der Wachstumsgeschwindigkeit. Diese Verschiedenheit tritt auch auf den Photographien auf. Besonders auffallend ist sie an

älteren Bäumchen zu sehen, die sich schon verzweigen und an den ihre Wuchstracht klar auftritt. Von den im Kröer Garten kultivierten 20 Bäumchen glich kein einziges völlig dem anderen. Zunächst gab es da ein üppig wachsendes Individuum mit großen, hellgrünen, glänzenden Blättern und breiter Krone. Andererseits drei Individuen mit typisch pyramidalen Krone und kleineren, dunkelgrünen Blättern. Von diesen besaß ein Bäumchen sehr dünne Zweige und wuchs auffallend schwächlich. Es war schon im Jahre 1916 vertrocknet. Ein Bäumchen wies einen schnellen Pyramidenwuchs auf, besaß kleine, dunkelgrüne, am Rande verbogene Blätter, die sich durch ihre Form von der typischen Pyramidenpappel unterschieden, das dritte pyramidale Bäumchen stand dem Mutterbaume am nächsten. Zwischen diesem Exemplar und jenem, dessen große Blätter und breit auseinander gespreizte Äste dem *Populus nigra* gleichen, gab es verschiedene Übergänge, welche ich hier nicht eingehend beschreiben werde.

So viel steht fest, daß die Nachkommenschaft der weiblichen Pyramidenpappel auffallend spaltet, daß es sich also um die Nachkommen hybrider, heterozygoter Eltern handelt. Es fragt sich, ob der weibliche Baum heterozygot war, oder der männliche, oder vielleicht beide. Zunächst muß hervorgehoben werden, daß in der Nähe der weiblichen Pyramidenpappeln alte typische männliche Bäume stehen, daß es also keinen Grund gibt, anzunehmen, es sei die Befruchtung durch den Pollen von *P. nigra* erfolgt.

Weibliche Pyramidenpappeln sind eine sehr seltene Erscheinung. Die einzige sicher lautende Angabe findet sich in Neireichs Flora von Niederösterreich. Sie bezieht sich auf Bäume, welche an der Stelle des späteren Reichsratsgebäudes in Wien standen, seit langem also nicht mehr existieren. Wenn irgendwo Hybriden in der Natur entstehen, so wird es sich höchstwahrscheinlich um Bastarde zwischen ♂ *P. pyramidalis* und ♀ *P. nigra* handeln. Wie solche aussehen würden, wissen wir nicht. Sie könnten phänotypisch *pyramidalis*-Eigenschaften haben, sie könnten auch eine Mitteltracht aufweisen, sie könnten jedoch schon in F<sub>1</sub> Ausspaltung erfahren, wenn nämlich *P. pyramidalis* ♂ heterozygot wäre. Das wäre ganz gut möglich, auch wenn *P. pyramidalis* durch Mutation entstanden wäre. Wenn nämlich nur eine Sexualzelle mutiert hätte, so würde eine heterozygote diploide Pflanze entstehen und wenn die *pyramidalis*-

Anlagen dominant wären, so hätten wir einen heterozygoten *pyramidalis*-Mutanten. Nichts steht im Wege anzunehmen, daß auf diese Weise sowohl männliche als auch weibliche Individuen entstehen könnten, besonders da *pyramidalis* Abänderungen wiederholt vorkommen. Wie bei anderen heterozygoten Kulturbäumen, wird auch die Pyramidenpappel vegetativ vermehrt, da sie bei sexueller Fortpflanzung aufspaltet. Daß der männliche Baum vorgezogen wird, ist leicht verständlich, da das Samenausstreuen der weiblichen Bäume lästig ist.

Eine andere mögliche Erklärung wäre die, daß die ♀ *P. pyramidalis* als erste ( $F_1$ ) Generation durch Kreuzung von ♂ *P. pyramidalis* und ♀ *P. nigra* entstanden ist, wenn nämlich ♂ *P. pyramidalis* homozygot, ♀ *P. pyramidalis* heterozygot wäre.

Schließlich sei noch erwähnt, daß es bei Nová Ves in Südböhmen weibliche Pappeln gibt, welche eine Mittelstellung zwischen *P. pyramidalis* und *nigra* einnehmen. Ihre Zweige wachsen steil schräg aufwärts, die Krone ist breit besenförmig. Es gibt deren mehrere bei einander, offenbar sind sie als Stecklinge aus einem einzigen Baum entstanden. Ob sie als  $F_2$  Generation Bastarden zwischen ♂ *P. pyramidalis* und ♀ *P. nigra* entstammen, oder ob sie  $F_1$  einer solchen Kreuzung vorstellen, ist vorderhand nicht zu entscheiden.

---

# Artwandlung und Arterhaltung.

Von **Hans Przibram.**

---

Es gibt keinen größeren Feind wissenschaftlichen Fortschrittes als das starre Festhalten an Theorien, die ohne fortgesetzte Nachprüfung ihrer Voraussetzung und Anwendbarkeit zum Dogma erstarrt sind. Es sind selten die Begründer der Theorien selbst, sondern meist übereifrige Jünger, welche die absolute und ausschließliche Gültigkeit der vom Meister aufgestellten Sätze verkünden. Die großen Geister waren im Gegenteil meist Ergänzungen und Weiterbildungen ihrer Gedankengänge von anderer Seite zugänglich. So hat Charles Darwin neben der von ihm gefundenen „natürlichen Zuchtwahl“ auch der direkten Umbildung der Arten in Lamarck's Sinne einen Platz in seinen Werken eingeräumt, anderswo vielleicht nur allzuviel von Wallace sich Rat geholt und wenn er mit Gregor Mendel's klassischen Vererbungsversuchen vertraut geworden wäre, so hätte er gewiß manchen eigenen Ausspruch einer Revision unterzogen. Namentlich hätte er jene Stelle verbessert, in der von dem Nichtwiederauftreten von Exemplaren mit genau gleichen Eigenschaften eines Vorfahren die Rede ist. Wenn später von vielen Seiten die Spaltungsregel Mendel's nach der bei Kreuzung von zwei verschiedenen Rassen in einem Viertel der zweiten Nachkommengeneration wieder die Merkmale des in der ersten Nachkommengeneration anscheinend verschwundenen Ahnencharakters zum Vorschein kommen, als die alleinige Grundlage für die Artbildung betrachtet wurde, so glaube ich, daß wir dem Geiste Gregor Mendel's mehr gerecht werden, wenn wir jede Übertreibung des Prinzipes und seiner Bedeutung vermeiden und eine unvoreingenommene Kritik der auf ihm basierenden sogenannten „Mutationstheorie“ vornehmen.

Unter „Mutation“ wird die sprunghafte Änderung von Nachkommen in einem oder mehreren Merkmalen gegenüber ihren Eltern verstanden. Die „Mutationstheorie“ nimmt an, daß solche

Mutationen plötzlich und ohne ersichtlichen Grund oder Zusammenhang mit bestimmten äußeren Faktoren entstehen und nun, da sie sich sofort weiter erhalten und nach den Mendel'schen Regeln mit den Stammrassen kombinieren, die Auslese von nützlichen Kombinationen für die natürliche Zuchtwahl darbieten.

Nach der Ansicht der Mutationstheoretiker gibt es zwar neben den im Keime plötzlich auftretenden Mutationen auch Eigenschaften, welche erst während des Personallebens durch den Einfluß äußerer Faktoren zustande kommen, aber diese sorgfältig als „Modifikationen“ unterschiedenen Variationen des Körpers seien im Gegensatze zu den Keimesvariationen (oder Mutationen) stets unübertragbar und daher für die Arterhaltung oder Artumwandlung von keiner Bedeutung. Es ist immer gut, wenn strenge Definitionen aufgestellt und angewendet werden, doch darf man nicht in den Fehler verfallen, in der Begriffsbildung eine Erklärung suchen oder die Tatsachen den Begriffen anpassen zu wollen. Nun haben aber die Verfechter der Mutationstheorie aus ihren Definitionen den Schluß gezogen, daß alles, was sich überträgt, eine Mutation, und alles, was sich nicht überträgt, eine Modifikation sein müsse. Es ist das ein offener Zirkelschluß, denn der ursprünglichen Definition nach war ja die Mutation ein im Keime plötzlich geänderter Zustand, mag derselbe sich nun in der Nachkommenschaft erhalten oder nicht, und die Modifikation ein am Körper während des Personallebens auftretender von äußeren Faktoren induzierter Zustand, mag derselbe in der nächsten Generation wiederauftreten oder nicht. Das Vorkommen von nicht übertragbaren Keimesvariationen und von übertragbaren Körpermodifikationen bleibt selbstverständlich auch dann möglich, wenn in die Definitionen der Mutation die Übertragbarkeit und in jene der Modifikation die Unübertragbarkeit miteingeschlossen sein soll.

Wir wollen zunächst im Sinne der Mutationstheorie bloß übertragbare Keimesvariationen in Betracht ziehen und fragen, ob die vorliegenden Beobachtungen solche „Mutationen“ als Grundlage für die Artbildung anzunehmen gestatten? Sehr häufig treten Mutationen in den der Gefangenschaft mehrere Generationen lang ausgesetzten Tieren (oder Pflanzen) auf und beziehen sich auf ein zu viel oder zu wenig der Farbe, Reduktion oder Vielfachung von Gliedmassen, sonstigen krankhafte Veränderungen. Bei fortgesetzter Inzucht treten schließlich stark in der Repro-

duktionsfähigkeit gestörte Typen und endlich solche mit völliger Unfruchtbarkeit auf. Daß alle diese Rassen für die natürliche Zuchtwahl unbrauchbar sind und daher auch nicht für eine Artbildung durch Selektion in Betracht kommen, brauche ich um so weniger erst des Längeren darzulegen, als zu meiner Überraschung dieser selbe Schluß von Richard Goldschmidt auf der Tagung der deutschen Gesellschaft für Vererbungskunde als Resumé seines Referates über den derzeitigen Stand der Mutationslehre gezogen worden ist.

Aber einige Bemerkungen dürften es klarer machen, warum gerade diese Rudimentformen gleich erblich auftreten müssen. Nach der wohl zuerst von William Bateson aufgestellten Presenz-Absenz-These ist das Rezessivsein eines Merkmales auf die Abwesenheit eines Faktors zurückzuführen, da beim Zusammentreten eines anwesenden und eines abwesenden Faktors bloß ersterer die Erscheinung zu bestimmen im Stande sein kann. Sind nun in einer Population alle Einzelpersonen von gleichem Aussehen, so können doch darunter solche von gemischter Herkunft sein, bei denen aber die positive Eigenschaft dominiert. Solche werden nun bei Inzucht zu einem Viertel Rezessive ohne die positive Eigenschaft liefern und da Rezessive nun rein weiterziehen, so werden diese „Mutationen“ es ebenfalls tun müssen. Gerade diese unbedingte und unentwegte Erbllichkeit dieser „Mutationen“ spricht also dafür, daß sie einer Rassenmischung entstammen und gar nicht erstmalig als neues Material für die Auslese entstehen, und daß sie als Verlust von Merkmalen, nicht als Erwerb günstiger Variation zu betrachten sind. Nun treten freilich auch dominante pathologische Formen auf, doch ist es fraglich, ob nicht gerade bei diesen äußere Faktoren eine Rolle spielen. Das Versagen der sprunghaften „Mutationen“ als Quelle für Artbildung hat Goldschmidt veranlaßt, die Rückkehr zu Darwin in dem Sinne vorzuschlagen, daß an Stelle der großen, plötzlich merklich werdenden Mutationen ganz kleine, erst durch Summierung deutlich werdende Keimesvariationen anzunehmen seien. Es scheint mir aber, daß damit auch kein weiterer Fortschritt erzielt werden kann, denn solche kleine Mutationen sind uns eigentlich noch wenig bekannt und sie bieten gegenüber den großen bloß den einen Vorteil, daß sich eben deshalb ihre Unzulänglichkeit weniger direkt dartun läßt. Halten wir überhaupt an

der ursprünglichen Fassung der Mendel'schen Regeln fest, so ist gar kein Anlaß für eine Summierung kleiner Mutationen durch Zuchtwahl gegeben, denn bei ihrer Beziehungslosigkeit zu äußeren Faktoren werden entweder die Dominanten samt den Heterozygoten sich immer erhalten und wieder alle Abstufungen ausspalten oder es werden die Rezessiven sich erhalten und dann wird allerdings eine neu aussehende, aber schlecht lebensfähige Form zustande kommen. Nicht rückwandlungsfähig, wird sie leicht einer Änderung der ausmerzenden Faktoren zum Opfer fallen. Die Mutationslehre kann man ruhig als die Pathologie der Vererbung bezeichnen und dementsprechend sind auch die an Haustieren und Hauspflanzen gewonnenen Resultate der Mendelforschung nicht ohne weiteres für die Artbildungslehre verwertbar. Daran ändern nichts die an und für sich sehr bedeutungsvollen Arbeiten von Thomas Hunt Morgan und seiner zahlreichen Mitarbeiter über die Anordnung der Vererbungsmerkmale in den Schleifen der Zellkerne bei den Geschlechtszellen der Obstfliegen (*Drosophila*).

Morgan beobachtete bekanntlich, daß manchmal durch gleichzeitiges Abändern mehrerer Merkmale Mutationen entstehen, deren neue Merkmale zunächst stets zusammen auf dieselben Nachkommen übergehen, „Koppelung“. Jedoch kommt es bei wiederholten Rückkreuzungen auch zu einer getrennten Übertragung dieser bisher gekoppelten Merkmale auf einen gewissen Prozentsatz der Nachkommen. Da der Prozentsatz für die beiden Kombinationen mit bloß je einem der neuen Merkmale stets jeweils der gleiche ist, so schließt Morgan auf den Austausch eines bestimmten Teiles einer mütterlichen und väterlichen homologen Kernschleife im Laufe der bei den Reifeteilungen der Keimzellen stattfindenden Spaltung und Trennung der Kernschleifen. Dieses „crossing-over“, diese „Überkreuzung“ oder dieser „Austausch“ läßt die Bestimmung zu, welche Lage die von ihm betroffenen Merkmale in den Kernschleifen einnehmen und es hat sich eine lineare Anordnung dieser Merkmale in jedes Kernstäbchen demonstrieren lassen. Morgan macht ausdrücklich darauf aufmerksam, daß es sich nicht um die Körperteile im Sinne der Weismann'schen Theorie, sondern um allgemeine Faktoren der Entwicklung handelt, deren Lagerung zu einander für die Form des Organismus keine Bedeutung haben kann. Es



scheint mir aber noch der Erwägung wert, ob nicht durch das „crossing over“ eben nur jene Anlagen getrennt werden können, die linear angeordnet sind, während solche in anderer Anordnung (sozusagen „diffus“ im Chromosom) sich eben nicht so trennen lassen. Die Erscheinung des „Crossing over“ erklärt Morgan aus der tatsächlich zu beobachtenden Durcheinanderschlingung der Kernschleifen bei ihrer Vereinigung und die nicht immer glatte Trennbarkeit der mütterlichen und väterlichen Hälften bei der Keimreifung. Hier scheint mir nun wieder deutlich die Pathologie der Domestikation zum Vorschein zu kommen. Da der Austausch nicht in allen, sondern bloß in einem meist nicht sehr erheblichen Prozentsatz der Nachzucht geschieht, so dürfte es sich nicht um die Norm, sondern um eine unzureichende Stärke des Trennungsprozesses handeln. Ich glaube das sogar direkt beweisen zu können: Morgan gibt nach den Versuchen seines Schülers Plough an, daß bei extremen Temperaturen die Austauschprozente für dieselben Merkmalspaarlinge zunehmen gegenüber den Werten für die mittleren für die Fliege „normalen“ oder „beaglichen“ Temperaturen. Je normaler die Verhältnisse, umso geringer ist also der Austausch, umso strenger wird die Koppelung eingehalten. Diese ist also das Normale! Morgan's Austauscharbeiten beschäftigen sich also mit der Pathologie der Kernschleifen, der Schwächung ihrer Wiedertrennbarkeit im Ganzen. Eine vielleicht hieher gehörige Beobachtung über „Crossing over“ beim Menschen habe ich wiederholt bei Reisen in jenen südeuropäischen Gebieten gemacht, wo in geschichtlicher Zeit aus dem Norden eine hellhaarig-blauäugige Rasse mit der einheimischen dunkelhaarigen braunäugigen zusammengetroffen ist. Da finden sich nämlich sehr viele mehr hellhaarig-braunäugige und dunkelhaarig-blauäugige als in unseren weiter nördlich gelegenen Gebieten, wo die hellere Rasse unter dem ihrer Herkunft natürlicherem Klima lebt; dafür sind die „Blendlinge“, nämlich mit mittleren Haarfarben mit „geringerer“ grünlichgrauen Augen häufig. Damit verlassen wir die Mutationen und wollen uns nun zu den Modifikationen wenden, um nachzuspüren, ob diese vielleicht uns mehr Einsicht in die Erwerbung von Artmerkmalen und die Erhaltung der Arten versprechen. Manche im Freien vorkommende Tierarten sehen bei oberflächlicher Betrachtung Domestikationsrassen nahestehender Arten gleich. So hat die Hausratte, *Mus rattus*, in unseren

Gegenden meist ein dunkles Fell, das der zahmen schwarzen Rasse unserer wildgrauen Wanderratte, *Mus decumanus*, ähnlich ist. Morgan hat sich darüber gewundert, daß bei der Hausratte dunkel über grau dominant ist, während bei der Wanderratte wildgrau über schwarz dominiert. Es scheint mir, daß sich die Verschiedenheit leicht erklärt, wenn wir die zahme, schwarze Rasse der Wanderratte durch Verschwinden des gelben Pigmentes aus den Haaren der Stammrasse entstanden denken, unsere dunkle wilde Hausratte hingegen durch Zunahme des schwarzen Pigmentes gegenüber der im Süden vorkommenden helleren, stärker gelb gemischten alexandrinischen Wildrasse derselben Art. Hier mögen äußere Faktoren eine Abänderung herbeigeführt haben; Schwärzung durch Feuchtigkeit ist bei anderen Tiergruppen direkt beobachtet. Umgekehrt konnte ich in Kammern mit konstanten Temperaturen bei 35 bis 40° C sowohl von der Wanderratte als auch von der Hausratte eine Schwächung des schwarzen Pigmentes herbeiführen, so daß beide Arten fuchsrotes Fell annahmen. Leider sind wir durch den Krieg verhindert worden, die Übertragbarkeit der Farbmodifikation auf die in Normaltemperaturen rückversetzten Jungen zu verfolgen. Bleiben wir jedoch bei unseren Temperaturratten, so finden wir eine andere Modifikation durch den verschiedenen Wärmegrad hervorgerufen, nämlich das Verhältnis der Schwanzlänge zur Körperlänge. Werden Ratten gleichen Stammes mehrere Generationen lang in den Kammern gezogen, so werden jene in den höchsten Temperaturen die größte, jene in den tiefsten die kleinste relative Schwanzlänge aufweisen. Eine genaue Messung an mehreren tausend Ratten hat uns gezeigt, daß es sich dabei um eine stetige Zunahme der Schwanzlänge mit den Temperaturgraden handelt, die so regelmäßig ist, daß man direkt von einem „Schwanzthermometer“ sprechen kann.<sup>1)</sup> Eine ähnliche Beziehung hatte Francis B. Sumner an weißen Mäusen beobachtet und darauf hingewiesen, daß in der freien Natur ebenfalls in der Regel die Tiere der wärmeren Zonen durch längere Schwänze und sonstige Körperanhänge gegenüber den analogen Rassen oder Arten gemäßigter Klimate ausgezeichnet seien. Diese Rassen oder Arten sind von

---

<sup>1)</sup> Vgl. H. Przibram. Temperatur und Temperatoren (Wien und Leipzig, F. Deuticke, 1923).

einander erblich verschieden; wie verhält es sich nun mit unseren Schwanzmodifikationen bei den Ratten und Mäusen?

Glücklicherweise ist es gelungen, die Versuche über diesen Gegenstand noch vor der Stilllegung der Temperatorkammern soweit abzuschließen, daß wir eine Antwort auf die Frage zu geben vermögen. Wurden Ratten zum Teile bei 20° (also der für Normaltemperatur erklärten Zimmerwärme) gezogen, zum Teile nach 30° und nach 10° versetzt und dann nach Weiterzucht wieder alle in 20° vereinigt, so mußte sich zeigen, ob nun das Schwanzthermometer den gleichen Grad angeben oder durch die zwischengeschaltete Temperaturmodifikation beeinflusst geblieben sei. In der Tat haben nun die gleichalterigen Jungen der drei wieder in 20° vereinigten Partien nicht gleiche relative Schwanzlänge, die Wärmemodifikationen der Eltern wirkt also auf die Nachkommen ein. Man könnte nun glauben, daß es sich dabei um eine direkte, wenn auch etwas abgeschwächte Übertragung der erworbenen Schwanzlänge auf die Kinder handle, in welchem Falle die Nachkommen der 30grädigen Ratten einen längeren, die Nachkommen der 10grädigen einen kürzeren Schwanz aufzeigen müßten als jene der in 20° immer verbliebenen. Dieser Fall kann verwirklicht sein, wie schon Sumner für seine Mäuse behauptet hatte; er tritt dann ein, wenn bloß eine Generation in der abgeänderten Temperatur aufgezogen und während des noch nicht wärmeregulierenden Babystadiums die schon angelegten Keime für die nächste, wieder rückversetzte Generation direkt von der Außentemperatur getroffen werden können. Sumner konnte zeigen, daß bei Aussetzen der Temperaturmodifikation auf dieser Entwicklungsstufe auch die Nachwirkung ausbleibt. Es handelt sich bei dieser Nachwirkung also nicht um eine Übertragung einer Eigenschaft des elterlichen Körpers auf den Keim, sondern um die analoge Einwirkung des Temperaturgrades auf Körper und Keim, sogenannte Parallelinduktion. Einen tieferen Einblick in die Übertragung erworbener Modifikationen gestatten jedoch unsere Versuche mit Ratten, bei denen die modifizierende Temperatur mindestens zwei Generationen lang konstant eingewirkt und dann auch Nachwirkungen mehrere Generationen lang zu beobachten gestattet haben. In geradem Gegensatz zu dem anfangs erwarteten Verhalten zeigte sich keine gleichsinnige Nachwirkung, sondern eine Kontrastwirkung in der Weise, daß die aus 30° nach 20° rückversetzten

Ratten kürzer geschwänzte Jungen, die aus 10° nach 20° rückversetzten aber länger geschwänzte Ratten hervorbrachten, als die immer in 20° verbliebenen. Um dieses Ergebnis sich anschaulich zu machen, können wir an die geläufigen Empfindungskontraste denken: wenn wir aus 30grädigem Wasser die Hand in 20grädiges stecken, so wird uns dieses viel kälter vorkommen, als wenn wir die Hand dauernd in 20° halten, und umgekehrt wird die aus 10° nach 20° gebrachte Hand die Temperatur für höher halten, als sie ist.

Würde die Schwanzlänge durch die Empfindung der Außentemperatur reguliert, so wäre also das Ergebnis unter der Voraussetzung erklärbar, daß der den Eltern erscheinende Kontrast auf die Nachkommen in einer uns allerdings unerklärlichen Weise gleichsinnig nachwirkt. Wir müssen dessen eingedenk bleiben, daß nicht bloß der Wärmeregulation nicht fähige Entwicklungsstufen, sondern vorher von den Jungen noch jene embryonalen durchlaufen werden, welche gar keine Nerven besitzen. Aber es ist gar nicht die Empfindung der Außentemperatur, welche zur Änderung der Schwanzlänge führt. Es kommt nur auf die Änderung der Körperwärme der Ratte selbst an. Wie unsere Messungen mittels kleiner Körperthermometer im Darne der Ratte gezeigt haben, nimmt die Innentemperatur mit der Außentemperatur zu und ab, und zwar sind normalerweise die Schwanzlängen in gleicher Weise den Innen- wie den Außentemperaturen zugeordnet. Wird jedoch die Innentemperatur durch fieberlegende Mittel herabgesetzt, so folgt die Schwanzlänge dieser induzierten Körperwärme und nicht der gleichgebliebenen Außentemperatur. Wird umgekehrt die Innentemperatur durch plötzliche Versetzung kühlgehaltener Ratten in die Wärme übermäßig gesteigert, so folgt auch übermäßige Verlängerung des Schwanzes. Wie erklärt sich nun aber die Tatsache der Wärmesteigerung bei Versetzung aus der Kühle in die Wärme? Die Ratte muß in der Kühle eine größere Wärmeproduktion aufrechterhalten, was sich übrigens in ihrem gesteigerten Appetit ausspricht, und wenn sie nun in die Wärme kommt, so behält sie einige Zeit den regeren Stoffwechsel bei geringerer Wärmeabgabe bei: die Folge ist das übermäßige Steigen der Körpertemperatur.

Wir können uns nun, glaube ich, leichter vorstellen, daß das Stoffwechsellniveau auch auf die Nachkommen übergeht und

daß darauf die Übertreibung der Schwanzlänge bei den rückversetzten Ratten beruht. Die Schwanzmodifikation hängt also direkt mit der Wärmeregulation, einem für die Warmblüter nützlichen Momente zusammen, und die durch sie angezeigte Übertragbarkeit eines Stoffwechselliveaus zeigt uns eine Beziehung zwischen äußerem Faktor und innerer Eigenschaft des Lebewesens, wie sie für die Entstehung der Arten in Betracht kommen kann. Neben diesen bedeutungsvollen Modifikationen gibt es auch bei den Ratten pathologische Mutationen, die durch direkte Schädigung der Keime mittels Chemikalien oder Röntgenstrahlen hervorgebracht werden können, so die völlige Haarlosigkeit der „Rhinozeros“-Rassen und die Abwesenheit der Augen — übrigens ein Hinweis darauf, daß auch die Mutationen in der Natur nicht ohne Beziehung zu äußeren Faktoren zuerst auftreten dürften, und in manchen Fällen eigentlich Parallelinduktion ihre Entstehung verdanken.

Darum wähle ich nun als zweites Beispiel zur Erläuterung des Verhältnisses von Mutation und Modifikation eine in der Natur vorkommende blinde und pigmentlose Tierart, nämlich den Grottenolm der Krainer Höhlen. Der junge Olm wird mit winzig kleinen Augen geboren und diese versinken immer mehr unter die Haut. Man hat seit langem die Blindheit und Farblosigkeit des Grottenolmes mit seinem Höhlenaufenthalte in Beziehung gebracht, bis die Mutationstheorie das Erblischwerden der durch direkte Einflüsse der Umwelt entstandenen Modifikationen für unmöglich erklärt und auch den Grottenolm aus einer „Mutation“ außerhalb der Höhlen entstehen und erst später in diese einwandern ließ, wo er den sehenden Feinden entrückt sich zu erhalten vermocht habe. Wir haben nun Grottenolme in der Zisterne der biologischen Versuchsanstalt gezüchtet und es gelang Kammerer die neugeborenen Olme durch Haltung in besonderen Lichtverhältnissen zur Wiederaufdifferenzierung der Augen zu bringen. Damit ist der Beweis erbracht, daß es sich bei den Augen des Grottenolmes doch um eine direkte Beziehung zum Lichte handelt, und die Rudimentierung erst durch Fortfall des Tageslichtes in den Höhlen selbst vor sich ging. Man hat behaupten wollen, daß gerade das sofortige Wiedererscheinen funktionsfähiger Augen gegen die Erblichkeit der durch Dunkelheit hervorgerufenen Rudimentierung spräche; demgegenüber

muß aber darauf verwiesen werden, daß die Augen des neugeborenen Olmes viel kleiner sind als bei anderen Amphibien und ihre Aufdifferenzierung nur unter besonderen Lichtverhältnissen gelingt. Am Tageslichte wird nämlich der farblose Olm rasch pigmentiert und die Pigmentierung der über das Auge sich hinziehenden Haut verhindert den Lichtzutritt zum Auge. Erst die auch schon von Dubois gefundene Tatsache der Wirkungslosigkeit des roten Lichtes für die Pigmentierung der Olmhaut gestattete es Kammerer, die Aufdifferenzierung des Olmauges unter roter Beleuchtung durchzuführen. Der Olm verhält sich also am Lichte gehalten durchaus nicht wie die übrigen Amphibien und es müssen erhebliche Unterschiede durch den Höhlenaufenthalt hervorgerufen worden sein. Bei manchen Insekten haben die verschiedenen Farben des Lichtes einen bestimmten Einfluss auf Pigmentbildung und diese Farbmodifikationen wirken nach den übereinstimmenden Untersuchungen von Bernhard Dürken und meiner Mitarbeiterin Leonore Brecher an Schmetterlingspuppen, sowie nach unseren Versuchen an Stabheuschrecken auch auf einen Teil der nächsten Generation nach. Es scheint sich bei diesen Modifikationen um eine Veränderung in einem periodischen Fermentbildungsprozesse zu handeln, der dann in der um ein gleiches verschobenen Phase auf analogem Stadium der nächsten Generation wieder auftritt. Im Grottenolme haben wir ein Beispiel vor uns, wie die Natur bei der Umwandlung der Arten arbeitet: durch Modifikation, nicht durch Mutation. Es ist sehr lehrreich, eine dem Grottenolme ähnliche Tierart, das Axolotl, nun zum Vergleiche heranzuziehen, bei welchem eine weiße Rasse in der Gefangenschaft aufgetreten ist. Diese manchmal gänzlich pigmentlose Mutation hat auch pigmentlose albinotische Augen. Ganz im Gegensatze zum Grottenolme tritt auch im Lichte keine Pigmentierung ein. Die albinotischen Axolotl pflanzen sich stets rein fort, sie stellen also eine erblich übertragbare Defektmutation dar, wie bei den anderen Haustierrassen und auch dem Menschen, sowie überhaupt auch die ab und zu in der Natur auftretenden Albinos anderer Tiere, z. B. Nachtschnecken, es sind. Die Albinos haben aber nirgends zur Entstehung von Arten geführt, sondern werden als pathologische und der Verfolgung wegen mangelnder Schutzfärbung stark ausgesetzte Rassen stets wieder ausgemerzt, wenn sie der

Mensch nicht als Kuriosität absondert, hegt und wegen ihrer reinen Fortzucht unverändert erhält.

Die Weiterentwicklung des Mendelismus wird also, wie ich glaube, nicht in einer Anwendung der Mutationstheorie auf die Artbildung und Arterhaltung, sondern auf der Untersuchung der Bedingungen zu beruhen haben, unter welchen die bei Kreuzung mendelnden Eigenschaften einer Veränderung unterliegen und wie dabei die Spaltungszahlen sich verhalten. Es ist allerdings noch fraglich, ob die dem Mendelismus zugänglichen Eigenschaften sich überhaupt auf die Artcharaktere selbst beziehen, oder ob es nicht bloß Rassenmerkmale sind, die mendeln, während die eigentlichen Artmerkmale gar nicht zueinander in dieses Verhältnis treten, sondern sich wirklich vermischen. Solche Ansichten sind von Pearl ausgesprochen und von Loeb wiederholt worden. Vielleicht ist auch die Übertragung der Eigenschaften auf zwei verschiedene Substrate geknüpft, nämlich jene der Rassenmerkmale an die von den „Genetikern“ als alleinige Erbträger angesehenen Kernstäbchen oder Chromosomen, jene des Artcharakters aber auf das Plasma der Keimzelle selbst. In neuester Zeit sind auch strikte Anhänger der Mutationslehre zu der Einsicht gelangt, daß neben den erblichen Übertragungen durch die Kerne, wofür sie allein den Begriff der Erbllichkeit festhalten müßten, auch noch in besonderen Fällen Übertragung durch das Plasma vorkomme. Es ist gewiß nichts dagegen einzuwenden, wenn man den Begriff der Vererbung auf die Übertragung durch die Kernstäbchen einschränken und in den übrigen Fällen von Übertragung schlechthin sprechen will. Nur darf dies nicht wieder dahin ausgelegt werden, daß es sich bei dieser zweiten Art der Übertragung bloß um untergeordnete „Nachwirkungen“ handle, die dauernde Überlieferung einer Eigenschaft aber stets auf der Erhaltung eines bestimmten Kernstäbchens oder eines Teiles desselben beruhen müsse.

Eine weitere Aufgabe des Mendelismus wird in der Ergründung der Ursachen von Dominanz und Spaltung liegen müssen. Es wird sich wahrscheinlich herausstellen, daß Dominanz bloß dann auftritt, wenn es sich um Fermentvorgänge handelt. Ein Ferment ist nämlich imstande, eine große Menge Substanz umzusetzen, ohne selbst quantitativ in die Verbindung einzugehen. Tritt nun von einem Elter her Ferment in den Keim ein, vom andern aber nicht, so wird es leicht sein können, daß die ganze

aufzubauende Substanz des jungen Organismus von dem Fermente verändert wird und so den Typus des fermentführenden Elters erhält. Bloss die Keimzellen, welche zunächst keinen Umsatz erfahren, bleiben vom Angriffe des Fermentes verschont und werden zur Hälfte den Charakter des nichtfermentführenden, „rezessiven“ Elters bewahren. Solche Fermente sind namentlich bei der Färbung im Spiele und hier ist meist Dominanz deutlich ausgesprochen. Bei Größenverhältnissen ist hingegen öfters keine solche zu beobachten und auch von fermentativem Ursprunge nichts bekannt. Betreffs der Spaltung liegt wohl die Hauptfrage darin, warum in den meisten Fällen eine glatte Trennung der elterlichen Kernschleifen stattfindet. Es scheint mir das eine Frage der physikalisch-chemischen Beschaffenheit der Kernstäbchen zu sein, welche sich in vielen ihrer Eigenschaften auskristallisierenden Stoffen ähnlich verhalten. Doch hiemit streife ich ein Gebiet, das erst später eine ausführliche Behandlung erfahren soll.

---



# Note on the Genetics of the African Marigold (*Tagetes erectus*).

by R. C. Punnett.

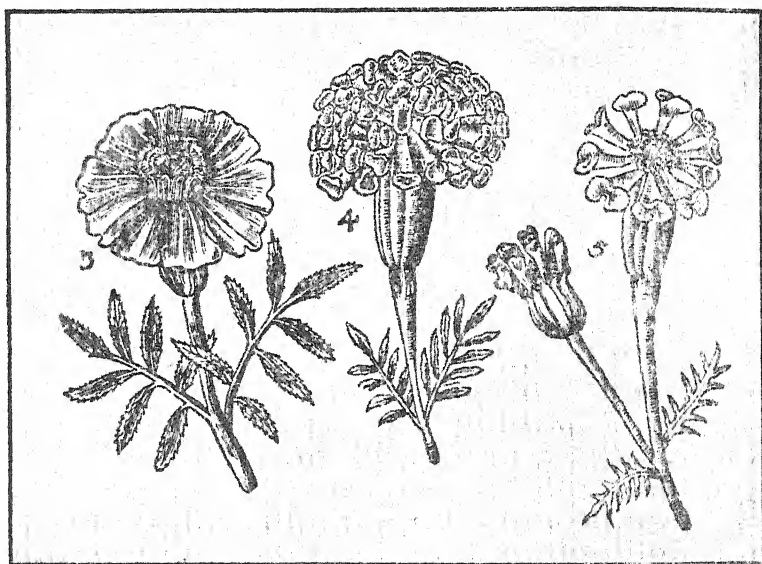
In a horticultural work, some years ago, I met with the statement that the raiser of double African marigolds must expect a small proportion of singles in his cultures. This led me to collect seed from a double growing in my garden, taking the usual precautions to ensure self-fertilisation. The culture, grown in 1915, contained both doubles and singles, the former being considerably more numerous. In the following year a further generation was raised from two of the singles (Nos.  $\frac{1}{15}$  and  $\frac{2}{15}$ ) and from three of the doubles (Nos.  $\frac{5}{15}$ ,  $\frac{8}{15}$  and  $\frac{13}{15}$ ). Both in the singles and in the doubles the general habit of the flower-heads shewed a considerable amount of diversity.

On certain single plants some of the central florets had small petals (Fig. 1), while in others these were not found (c. f. Fig. 5). To the former class belonged  $\frac{1}{15}$ , and to the latter  $\frac{2}{15}$ . Both plants bred true to the single character.

Of the three doubles selected two ( $\frac{5}{15}$  and  $\frac{13}{15}$ ) were what might be termed full doubles (Figs 2 and 3), while the third ( $\frac{8}{15}$ ) was a semi-double, in which a large proportion of the central florets were apetaloid (Fig. 4). This last plant produced 68 doubles and 12 singles. Of the two other doubles one ( $\frac{5}{15}$ ) gave 28 doubles and 8 singles, while the other ( $\frac{13}{15}$ ) produced 174 doubles. This last result shewed beyond doubt that a true-breeding stock of doubles could easily be formed if seedsmen took the ordinary precautions against breeding from plants which carry the recessive single. The result was disappointing, and had not another feature of some interest appeared, the experiments would have been dropped at this point.

Of the two singles tested in 1916 one ( $\frac{2}{15}$ ) produced, in addition to normal singles, plants in which the petals were tubular instead of being flat. Out of 72 plants in this family 53 were normal singles and 19 were tubular singles (c. f. Figs. 6 + 7).

The numbers suggested a simple Mendelian relation, and this was borne out by subsequent experiments; for, of two of these tubular singles subsequently bred from, one ( $\frac{1}{17}$ ) gave 53 offspring, and the other ( $\frac{2}{7}$ ) 68, all tubular. It may be mentioned here that flat petals of the normal single type, as well more or less intermediate forms, may occur on the flower-heads of tubulars. A flower-head may shew one or several such flat petals, or occasionally even the majority may be flat. It is generally the earlier heads which are so affected, for in later heads of such plants the florets



Text-figure 1. Reproduced from Parkinson, P. 305.

3. *Flos Africanus maximus simplex*. The greatest single French Marigold. 4. *Flos Africanus multiplex fistulosus*. The double hollow French Marigold. 5. *Flos Africanus simplex fistulosus*. The single hollow French Marigold.

are, as a rule, all of the tubular form. I have never seen an occasional tubular floret on a normal single.

The tubular form of floret has long been known in horticulture, and in 1629 was figured by Parkinson on p. 305 of his „Paradisus“ under the name of „The single hollow French Marigold“ or „*Flos Africanus simplex fistulosus*“ (c. f. Text fig. 1). I have also noticed the tubular form of floret in a perennial

garden form of single *Gaillardia*, though here I have never seen any flat petals on a plant bearing tubular flowers.

The observations given above suggest that in the African Marigold the single form is recessive to the double, and the tubular form of petal recessive to the flat. That this is so was confirmed by the following experiment. From plant <sup>2</sup>/<sub>15</sub> was isolated a strain of tubular singles which bred true to a deep orange colour. (1) From plant (<sup>5</sup>/<sub>15</sub>) was isolated a strain of normal doubles breeding true to the normal form of petal and to doubleness. The colour in this strain was a light orange-yellow, fairly uniform, though with slight differences in shade. Between these two strains a cross was made in 1919, using the deep orange tubular single as the mother plant. One F<sub>1</sub> individual resulted, which was a normal double of an orange colour intermediate between the colours of the two parents. In 1920 an F<sub>2</sub> generation of 221 individuals was raised from this plant, and consisted of

	Expectation
Double normal — 127	<u>125</u>
— tubular — 44	<u>41</u>
Single normal — 41	<u>41</u>
— tubular — 14	<u>14</u>

The numbers are evidently close to those expected on a 9 : 3 : 3 : 1 basis, nor does there appear to be any linkage between the two pairs of characters.

Lastly, to confirm the simple Mendelian nature of doubleness, as opposed to singleness, seed was collected from 24 of the F<sub>2</sub> doubles. Of the 22 which gave a fair sized F<sub>3</sub> family in 1922, 9 produced only doubles, while 13 produced both doubles and singles — Expectation for the two classes being of course 7 and 15.

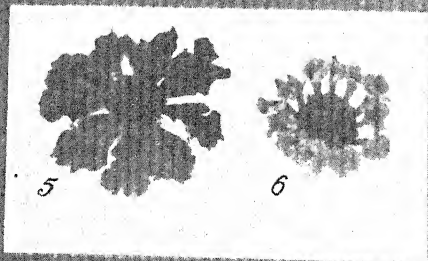
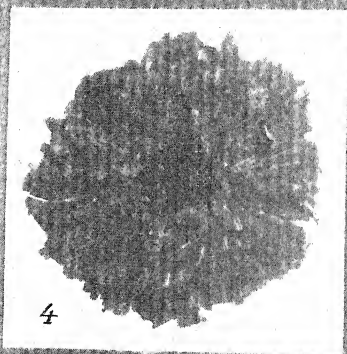
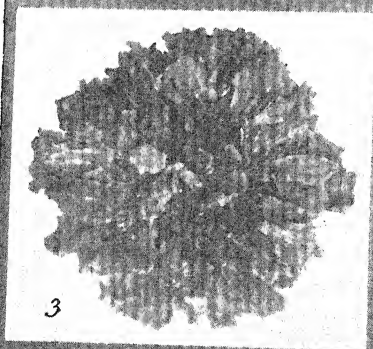
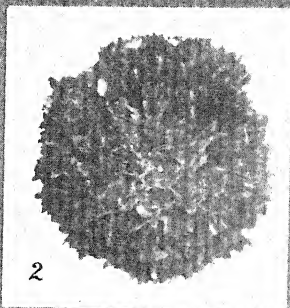
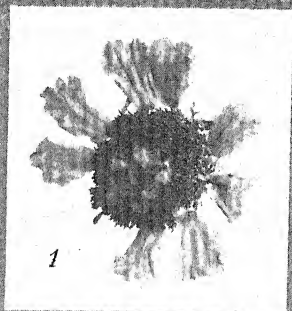
It may be mentioned that the F<sub>2</sub> doubles shewed considerable diversity in the extent to which the central florets were petaloid, a point to which allusion has already been made. In selecting the 24 doubles from which to raise an F<sub>3</sub> generation, care was taken to include the various grades of head. Of the 20 normal doubles used 8 were classed as fair, 8 as moderate, and 4 as poor, or very poor doubles. Of the 8 fair doubles 5 bred true to double, and 3 gave singles: of the 8 moderate doubles 2 bred

<sup>1</sup>) Repertoire de Couleurs (Dauthenay), Coq-de-Roche 2 (49).

true to double and 6 gave singles: of the 4 poor doubles 2 bred true to double and 2 gave singles. Though moderate and poor doubles may breed true to double, yet the proportion of homozygous doubles was higher among the fair doubles. The numbers, however, are small, and further work must decide how far it is possible to distinguish the homozygous individual by the form of the flowering head.

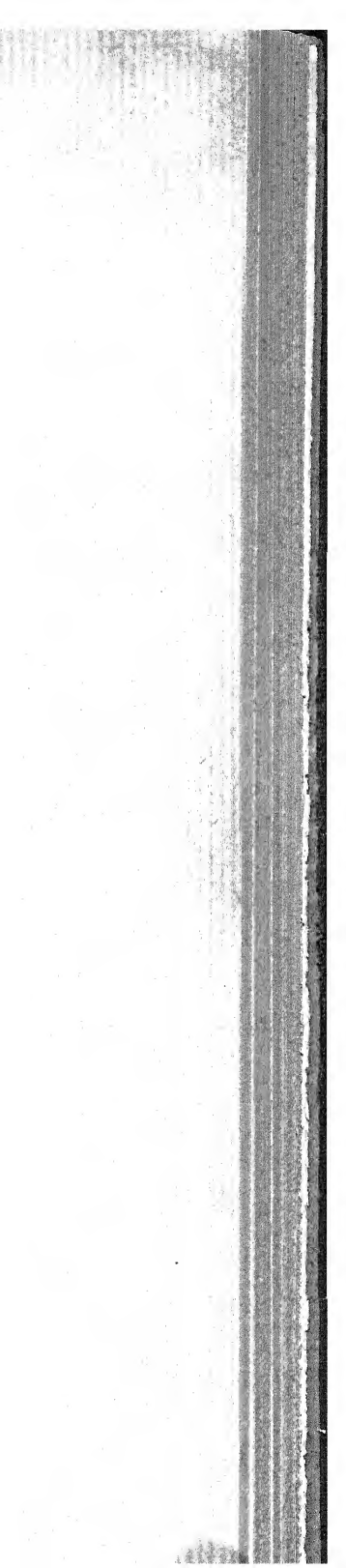
Though no attempt was made to work out the genetical relations of the various shades of colour, the following few notes may possibly prove of service in case some other observer should undertake the task. The African marigold presents a considerable range of colour in the yellow-orange series, from a pale lemon-yellow (near *jaune de chrome citron* 1 [20]) up to rich orange (near *jaune Coq de-Roche* 2 [49]). Of these two extremes the pale lemon-yellow appears always to breed true. The deep orange may either breed true, or may throw a paler form (near *jaune de Cadmium* 3 [47]) as a recessive. Between these two extremes is to be found so great a number of shades as to render classification a matter of some difficulty. But certain, at any rate, of these intermediate shades can be got to breed true. As an instance I may give a family of 174 plants which were all of the same shade of orange-yellow, viz *jaune soleil* 3 (23); while the paler orange (*jaune de Cadmium* 3 [47]), already referred to as recessive to deep orange, also breeds true to colour.

In connection with the relation between the different shades, the cross of the normal double and the tubular single, referred to above, is of interest. The single was deep orange; the double was recorded as „orange-yellow, nearer yellow than orange“, and the 13 plants in the family were all of the same colour. The  $F_1$  was pale orange, intermediate between the two parents. The 221  $F_2$  plants shewed a full range of colour from deep orange to pale lemon. The appearance of these last is noteworthy; and the proportion in which they appeared, viz 11 in 221, suggests that two distinct factors can bring about the change from lemon-yellow to some shade of orange. And there must be other factors which affect the intensity of the colour. The African marigold is probably a favourable subject for unravelling the genetical relations between the various members of an exclusively orange-yellow series.



**Explanation of Plate.**

- Fig. 1. Flower head of single (No.  $\frac{1}{15}$ ) with small central petals.  
— 2. Flower head of a full double (No.  $\frac{5}{15}$ ).  
— 3. Flower head of a full double (No.  $\frac{13}{15}$ ).  
— 4. Flower head of a semi-double (No.  $\frac{8}{15}$ ).  
— 5. Normal single, ex No.  $\frac{2}{15}$ .  
— 6. Tubular single, ex No.  $\frac{2}{15}$ .  
— 7. Tubular single, ex No.  $\frac{2}{15}$ , side view.
-



# Die Existenzmöglichkeit des Kommunismus.

Eine soziologisch-politische Betrachtung vom Standpunkte des  
Erblichkeitsforschers

von **K. Tjebbes**, Huizen N. H. (Holland).

---

Daß der Geist **Mendels**, der schon so viele Geheimnisse für uns aufgeschlossen hat, auch auf soziologisch-politischem Gebiete auf viele Fragen neues Licht werfen kann, ist meine feste Überzeugung. Versuchsweise habe ich es deshalb gewagt, eine aktuelle Frage in dieses Licht zu versetzen, in der Hoffnung, damit zu erreichen, daß, mehr als es bis jetzt der Fall war, von den Adepten der genannten Disziplinen, die sich ja auch mit lebendigen, den Erblichkeitsgesetzen unterworfenen Geschöpfen befassen, den Resultaten der Genetik Rechnung getragen werden wird.

Das Wenige, was wir bis jetzt von der Erblichkeit der geistigen und seelischen Eigenschaften des Menschen wissen, genügt, uns davon zu überzeugen, daß es mit diesen Dingen im großen und ganzen in derselben Weise zugeht, wie mit den körperlichen Eigenschaften aller Lebewesen. Es ist daher gerechtfertigt, auch ohne Experiment (das hier wohl für immer ausgeschlossen sein wird) aus den vorhandenen Tatsachen Rückschlüsse zu ziehen auf den Erblichkeitsmodus der nicht der direkten Untersuchung zugänglich oder jedenfalls noch nicht in dieser Hinsicht untersuchten Eigentümlichkeiten des Charakters.

Ich darf bei den Lesern dieser Festschrift voraussetzen, daß keine Bedenken erhoben werden gegen meine Anschauung, daß eine jede Deutung der historischen — politischen oder sozialen — Ereignisse und ein jeder Versuch, etwas über das zukünftige Schicksal des menschlichen Geschlechts vorherzusagen, unwissenschaftlich und sehr oft grundfalsch sein muß, wenn dabei vergessen wird, daß es sich um lebendige Organismen handelt, deren Lebensäußerungen von ihren genotypischen Anlagen bedingt werden. Doch wird noch allzuoft von Soziologen und Politikern der Standpunkt vertreten, als ob alle Menschen gleiche, und nach ihren Lehren umwandelbare und knetbare Objekte wären.



Da wir nun, trotz unseres unvollkommenen Wissens das Recht haben, aus dem reichen, von Geschichtsforschung und Statistik angesammelten Material auf Grund unserer Kenntnis analoger Erscheinungen auf anderen, dem Experiment leichter zugänglichen Gebieten uns eine allgemeine Vorstellung des genotypischen Charakterbildes des Menschen zu machen, und damit die Möglichkeiten der zukünftigen Entwicklung der politischen und sozialen Verhältnisse wenigstens teilweise zu begrenzen, habe ich versucht, die Frage, ob und inwiefern eine rein kommunistische Gesellschaft innerhalb der Grenzen dieser Möglichkeiten falle, von dem Standpunkte der Erblichkeitslehre zu beleuchten.

Ich gehe davon aus, daß nur diejenige Staats- oder Gesellschaftsform, welche mit der Gesinnung der großen Mehrzahl der Einwohner eines gewissen Gebietes in Einklang steht, auf die Dauer Stand halten kann. In unserem Falle: daß eine kommunistische Gesellschaftsordnung (wobei also die vorhandenen Güter nicht nach den Leistungen, sondern nach dem Bedarf der Mitglieder unter dieselben verteilt werden) nur dann möglich ist, wenn die überwiegende Mehrzahl der Mitglieder Anhänger des kommunistischen Prinzips sind. Um Anhänger dieses Prinzips sein zu können, muß der Mensch die eigentümliche Art von Denken und Handeln haben, die wohl am besten als „soziale Gesinnung“ beschrieben werden kann. Es ist undenkbar, daß eine kommunistische Gesellschaft bestehen oder wenigstens gut funktionieren könnte, wenn nicht die Auffassungen und Handlungen der meisten Bürger von einer durchgehend sozialen Gesinnung getragen würden.

Wir können also für unsere Betrachtung die Frage so formulieren: „gehört es zu den Möglichkeiten, daß je die Mehrzahl der Menschen sozial gesinnt wird?“

Daß es viele Leute gibt, welche unbedingt in ihrem Leben und in allen Äußerungen davon eine soziale Gesinnung zeigen, ist unzweifelhaft. Wir alle kennen sie aus unserer Umgebung und aus der Geschichte. Wir finden Exempel in allen Lagen der Gesellschaft, in gewissen Berufen sogar ziemlich viele. Doch wissen wir auch alle, daß sie eine Minorität bilden; weitaus die meisten Menschen lassen sich in ihren Auffassungen und bei ihren Handlungen von ganz anderen Prinzipien leiten; sie erkennen oft voll Bewunderung die soziale Gesinnung der Vertreter dieser Minorität als etwas Gutes und Schönes, entschuldigen

aber ihre eigene „alltägliche“ Gesinnung mit den Worten: „Ein Mensch ist nur ein Mensch.“

Es ist aber eine keineswegs unbedeutende Zahl solcher sozial denkenden und wenigstens teilweise auch sozial handelnden Menschen vorhanden. Bei kritischer Betrachtung dieser sozial Gesinnten finden wir nun weiter, daß die Art der sozialen Gesinnung nicht bei Allen, die sie besitzen, dieselbe ist. Es gibt einerseits wahrhaft instinktiv sozial veranlagte Naturen, welche diese Anlage als einen angeborenen Charakterzug besitzen und sie in allen ihren bewußten und unbewußten Lebensäußerungen zur Schau tragen, und zwar, soweit sie auch kräftige Naturen sind, ebenso gut unter ungünstigen wie unter günstigen Umständen. Zu dieser Gruppe gehören die großen sozialen Figuren aus der Geschichte und so viele andere, in allen Lagen der Bevölkerung dann und wann vorkommende Persönlichkeiten, welche Eigennutz, Hab und Gut, Familie, Ehre und Leben den Interessen der Gemeinschaft zu opfern jederzeit bereit sind. Der soziale Sinn dieser Leute macht einen wesentlichen Bestandteil ihres Charakters aus, sie sind ohne denselben nicht denkbar. Die soziale Veranlagung läßt sich bei ihnen weder durch Milieu- oder Erziehungseinflüsse unterdrücken, noch hängt sie davon ab. Sie ist, insofern wir ihr nachgehen können, ebenso wie künstlerische Begabung, wissenschaftliche oder sonstige Genialität und viele andere superiöre Veranlagungen bei allen Völkern aller Zeiten bei einer kleinen Minderzahl der Menschen in dieser klaren reinen Form vorhanden gewesen und auch jetzt noch vorhanden. Es sind alle zu uns gekommene Berichte darüber einig, daß es immer eine ganz kleine Zahl gewesen ist, auch zwingen uns die überlieferten Tatsachen anzunehmen, daß die Anzahl relativ immer ungefähr die gleiche gewesen sei, ebenso wie das auch für die wissenschaftlichen, künstlerischen und anderen Begabungen gilt. Gleichwie für diese gilt für die soziale Veranlagung, daß sie, obgleich eine familiäre Erblichkeit oft nicht zu verkennen ist, nicht selten auftritt bei Personen, deren Eltern sie nicht besaßen. Hieraus und aus ihrem regelmäßigen Vorkommen in kleiner, aber ziemlich konstant bleibender Minderzahl, können wir bei dem heutigen Stand unseres Wissens schließen, daß die soziale Veranlagung rezessiv vererbt wird. Aus der Tatsache, daß sie in vielen verschiedenen Formen und Graden auftreten kann, ergibt sich die sehr große Wahrscheinlichkeit, daß sie von der

Zusammenwirkung verschiedener Faktoren, also von einem rezessiven Komplex, bedingt ist, womit natürlich nicht gesagt wird, daß sich nicht auch vielleicht einige dominant vererbende Faktoren an diesem Komplex, das ja nicht immer dieselbe Zusammensetzung zu haben braucht, beteiligen.

Gegenüber dieser kleinen, numerisch unbedeutenden, aber für die Geschichte der Menschheit unerhört wichtigen Gruppe der erblich sozial Veranlagten steht nun aber eine viel größere Anzahl von Menschen, bei denen die soziale Gesinnung eine durch äußere Einflüsse induzierte Geisteshaltung ist. Auf dem Wege des Intellektes können verschiedene Einflüsse von außen ab dem menschlichen Geist eine soziale Gesinnung beibringen, ohne daß diese Gesinnung einen untrennbaren Teil des Gesamtcharakters bildet. Diese Art sozialer Gesinnung kann darum ebenso gut sehr kräftig und sehr ernst sein; sie würde aber nie entstanden sein, wenn der betreffende äußere Einfluß nicht gewirkt hätte. Sie ist durchaus bedingt von dem Maß und der Eigenart dieses Einflusses. Die Einflüsse, welche eine soziale Gesinnung entstehen lassen können, sind verschiedene: Umgebung, Erziehung, Vorbild von Eltern und Lehrern, Anregung durch das gesprochene oder geschriebene Wort, werden wohl die gewöhnlichsten sein. Dazu kommen gemeinschaftliche Gefahr oder Not, gemeinschaftliche Aussicht auf Vorteil und andere ökonomisch-vernünftige Überlegungen oder gar geistiger Zwang oder eine zeitliche geistige Strömung, welche alles mit sich reißt, wie das in Revolutionstagen vorkommt. Mit diesen letzten Beispielen haben wir schon eine Eigentümlichkeit der von außen induzierten sozialen Gesinnung berührt, nämlich daß sie sich oft nur über einen Teil des Charakters erstreckt oder nur während einer bestimmten Zeit anwesend ist. Es kommt nicht selten vor, daß jemand, der auf einem bestimmten Gebiete vollkommen sozial zu denken und zu handeln pflegt, auf einem anderen Gebiete gar keine soziale Gesinnung zeigt. Während Streiks ist es gar keine Seltenheit, daß Personen, die früher niemals soziale Gesinnung zeigten und bei denen sie später auch wieder verschwindet, Beispiele der reinsten sozialen Gesinnung — Solidarität — zu erblicken geben. Eine weitere Eigentümlichkeit der von außen induzierten sozialen Gesinnung ist, daß sie sehr stark auf ökonomische Einflüsse zu reagieren pflegt. Gar oft erlöscht die soziale Gesinnung bei plötzlichem Wohlhabendwerden, oder auch umgekehrt, bei finanziellem

Mißgeschick. Dazu kommt noch, daß diese von außen angebrachte soziale Gesinnung eine Neigung hat, sich mit anderen geistigen Momenten zu vermischen oder ganz und gar auf Abwege zu geraten und in Parteigeist, Klassenhaß, Patriotismus und dergleichen zu entarten.

Wir wollen für unsere Betrachtungen aber daran festhalten, daß phänotypische Gleichheit der induzierten und erblichen sozialen Gesinnung möglich ist und vorkommt. Wenigstens bei einem Teil der Menschen ist also die Modifizierbarkeit des Charakters so groß, daß durch sehr kräftige Einflüsse und unter günstigen Umständen ein sehr hohes Maß von sozialer Gesinnung darin aufgeweckt werden kann. Das Umgekehrte ist zwar auch wahr — es ist nur allzu gut bekannt, daß der menschliche Geist durch Einflüsse von außen ab leicht in eine Richtung geleitet werden kann, welche der sozialen Gesinnung diametral entgegengesetzt ist. Diese Modifizierbarkeit ist eine der auffallendsten Eigenschaften des Menschen und eine jener Charaktere, welche den gewaltigen Unterschied zwischen dem Menschen und den nächstverwandten Tieren darstellen. Darum ist es nicht ganz richtig, wenn der Soziologe sagt: der Mensch ist ursprünglich ein soziales Tier. Ich möchte aber nicht zu weit von meinem Objekt abschweifen.

Die Modifizierbarkeit zu einer sozialen Gesinnung ist also eine allgemein menschliche Disposition, die tatsächliche Modifikation hängt von äußeren Umständen ab und geht nicht weiter als wie sie vom Maß der Modifizierbarkeit des Individuums einerseits, und von der Art und dem Maß des induzierenden Einflusses andererseits, bedingt wird.

Aus diesen zwei Gruppen — den genotypisch sozial veranlagten Naturen, und denen, deren Geist zu einer sozialen Gesinnung von außen ab induziert worden ist — soll sich nun die Majorität, welche die Hauptbedingung ist für die Möglichkeit einer kommunistischen Gesellschaft, zusammensetzen.

Es ist von vornherein klar, daß die erste Gruppe numerisch immer nur einen verschwindend kleinen Teil einer derartigen Majorität liefern wird. Wir wissen ja sowohl aus der praktischen Vererbungsforschung wie aus der Theorie, daß, wo keine Selektion eingreift, das Zahlenverhältnis der genotypisch bedingten Teile einer Population konstant bleibt. In unserem Falle ist Selektion zugunsten der Sozialveranlagten natürlich ausgeschlossen — eher

würde die umgekehrte Selektion stattfinden — so daß die genotypisch sozial Veranlagten immer eine sehr kleine Minderzahl sein werden, wie sie es vom Anfang der Geschichte an immer gewesen sind.

Schwieriger ist die Frage, ob nicht die zur Ermöglichung einer kommunistischen Gesellschaft nötige Majorität sozial gesinnter Personen erreicht werden könne durch Zunahme der phänotypisch, unter Einfluß von außen ab, sozial denkenden und handelnden Gesellschaftsmitglieder.

Wir haben gesehen, daß es nicht richtig ist, zu sagen, der Mensch, als Spezies, sei sozial oder nichtsozial veranlagt, sondern daß man sich so ausdrücken soll: zu den Speziesmerkmalen des Menschen gehört eine Modifizierbarkeit in den Richtungen soziale Gesinnung einerseits und nichtsoziale Gesinnung andererseits, abhängig von äußeren Einflüssen. Zu diesen Einflüssen gehören in erster Linie die ökonomischen Verhältnisse, weiter Milieu und Erziehung. Betrachten wir zuerst die Letztgenannte, dann fällt es gleich auf, daß die Anregung zur sozialen Gesinnung in letzter Instanz ausgehen muß von den Trägern der absoluten genotypischen sozialen Veranlagung, welche nur in einer kleinen, nicht weiter zunehmenden Prozentzahl unter den Menschen vorkommen.

Abgesehen davon könnte man sich aber denken, daß eine absichtliche systematische Erziehung zu sozialen Auffassungen die Prozentzahl der sozialen Phänotypen erhöhen wird. Dazu bemerke ich erstens, daß zu der Einrichtung einer solchen Erziehung entweder auf gesetzlichem Wege durch eine Majorität entschlossen werden muß, oder sie müsse von einer mit zufälliger Macht bekleideten Minorität gewaltsam durchgeführt werden. Das Erstere ist unmöglich, weil die dazu erforderliche Majorität nicht besteht, das Zweite ist aber denkbar, nicht nur in Ländern, wo eine kommunistische Gewaltregierung herrscht, sondern auch sonst, infolge politischer Verhältnisse. Eine derartige absichtliche Erziehung wird aber keine bleibende Resultate erreichen. Der Vater, der Lehrer oder Erzieher, der seine Jüngeren zur sozialen Gesinnung anregen soll, ist nur in den wenigsten Fällen selbst ein absolut sozial veranlagter Mensch. Wir haben gesehen, daß das Maß von sozialer Gesinnung, wozu der menschliche Geist modifiziert werden kann, in jedem besonderen Falle von dem Maß des einwirkenden Einflusses bedingt wird; mit Ausnahme von den erblich sozial Veranlagten wird also ein Jeder höchstens,

im günstigsten Falle, seine Diszipel ebensoviel in sozialer Richtung modifizieren, als er selbst modifiziert ist; nie mehr, wohl weniger, und das Letztere wird die Regel sein. Ein steter Rückgang wird stattfinden, bis das frühere Verhältnis wieder hergestellt ist, vielleicht nach zwei, vielleicht nach drei Generationen, und nur die fortwährende Anwesenheit und der große Einfluß der absolut sozial Veranlagten sorgt dafür, daß die Prozentzahl nicht noch weiter sinkt. Die Erziehung zur sozialen Gesinnung muß ja immer bei jeder neuen Generation wieder von Neuem anfangen, denn von einer Erblichkeit oder Akkumulierung des Gelehrten kann natürlich keine Rede sein. Die Geschichte stützt diese Anschauung vollends, haben wir doch nach Revolutionen und anderen Perioden von stark tendenziösem Unterricht und geistigem Druck in einer bestimmten Richtung das frühere Verhältnis zwischen den verschiedenen Gesinnungen sich bald wieder herstellen gesehen; nicht selten schlug es — auch wieder vorübergehend — sogar in entgegengesetzter Richtung aus. Von absichtlicher Erziehung haben wir also nichts zu erwarten in der Richtung einer dauernden Umstimmung zur sozialen Gesinnung.

Es erübrigt jetzt noch, den Einfluß der ökonomischen Verhältnisse auf das Entstehen einer sozialen Gesinnung und die Möglichkeit, daß sich dadurch eine sozial gesinnte Mehrzahl bilde, zu besprechen. Wir sahen schon, daß dieser Einfluß sehr groß ist. Ökonomische Faktoren können sowohl fördernd wie hemmend auf die soziale Gesinnung einwirken, aber im Allgemeinen gilt, daß in Perioden von Wohlstand alle höhere Begabungen besser zu ihrem Recht kommen und größeren Einfluß auf ihre Mitmenschen ausüben als unter ökonomischem Druck. Nicht nur, daß der Einfluß der sozial Veranlagten während ökonomisch ungünstiger Zeiten schwächer ist, auch der Boden, auf welchen die Saat der sozialen Gesinnung ausgesät wird, ist weniger fruchtbar. Gar viele Leute, die wohl gerne ihre Auffassungen in sozialer Richtung entwickeln möchten, werden davon unter schlechten ökonomischen Verhältnissen und zufolge schlechter gesellschaftlicher Organisation zurückgehalten, weil eine derartige Gesinnung sie im Kampf ums tägliche Brot hindern oder sie in den Augen ihrer Umgebung lächerlich machen würde. Ungezweifelt würde in einer Gesellschaft, wo jeder Mensch, der etwas Gutes kann und arbeiten will, ohne Sorgen wegen des täglichen Brotes — und etwas dazu — leben kann, der Einfluß der immer

anwesenden sozial veranlagten Geister einen viel größeren Teil der Menschen zur sozialen Gesinnung modifizieren als jetzt. Bei längerem Andauern solcher guter und günstiger Verhältnisse würde ein recht bedeutender Prozentsatz der Bevölkerung auch eine quasi dauernde — d. h. eine jeder Generation wieder regelmäßig aufs Neue induzierte, und nachher nicht wieder durch die Ungunst der Umstände erloschene — soziale Gesinnung besitzen. Obgleich es nicht zu sagen ist, ob dadurch auch wirklich eine Majorität von sozial Gesinnten entstehen könnte, soviel ist sicher: nur auf diesem Wege ist das Entstehen einer solchen Majorität — die Hauptbedingung für die Ermöglichung und das richtige Funktionieren einer kommunistischen Gesellschaft — überhaupt denkbar.

Beim Aufhören oder bei einer Unterbrechung der günstigen ökonomischen Verhältnisse würde aber diese Bedingung nicht mehr erfüllt sein, weil die Induktion zur sozialen Gesinnung stagnieren und die dadurch entstandene Majorität (vorausgesetzt, daß wirklich so viele und so kräftige Modifikationen aufgetreten wären) sehr schnell abnehmen würde.

Selbst auf eine verhältnismäßig unbedeutende Abnahme der ökonomischen Wohlfahrt würde das gute Funktionieren der kommunistischen Gesellschaft gleich reagieren und in einer Zeit von Mäläse würde sie nicht mehr existenzfähig sein.

Ich bin nicht genug bewandert in der modernen Sozialpolitik und Wirtschaftslehre, um beurteilen zu können, ob irgend ein System uns je dauernd günstige ökonomische Verhältnisse sichern wird. Vorläufig kommt es mir als Laie unmöglich vor; damit wäre aber die letzte Möglichkeit für eine dauernde Existenz einer kommunistischen Gesellschaft verschwunden.

Vom Standpunkt der Vererbungslehre müssen wir demnach vorläufig schließen, daß eine gut funktionierende kommunistische Gesellschaft unter den Menschen nicht dauernd möglich ist. Eine derartige Gesellschaft ist aber nicht unmöglich während Perioden, vielleicht sogar langen Perioden, wenn bessere wirtschaftliche Organisation und höhere Kultur lange andauernd günstige ökonomische Verhältnisse bewirken, und diese die Entwicklung einer sozialen Gesinnung bei einer sehr großen Anzahl Menschen fördern.

Zum Schluß möchte ich meiner obenstehenden Betrachtung noch eine allgemeine Bemerkung zufügen. Der Leser wird gebeten, in meiner Arbeit nur einen akademischen Versuch, der

gestellten Frage von der Seite der Genetik näherzutreten, zu erblicken. Ich muß mir daher jeden Versuch, meine vorläufigen Resultate, die mir selbst eine Enttäuschung gebracht haben, zu politischen Diskussionen zu verwenden, ausdrücklich verbitten.

Wie ich schon am Anfang sagte, hoffe ich nur, daß auch andere Forscher einmal diese und dergleiche Fragen im Licht der Erbliehkeitslehre angreifen werden. Ich halte es für wahrscheinlich, daß Vieles, was ich oben geschrieben habe, mit der Zeit wieder umgestoßen werden wird, aber ich darf mit voller Sicherheit voraussagen, daß die Fackel **Mendels** uns auch hier Vieles erhellen wird, was sonst in ewiges Dunkel gehüllt geblieben wäre.

---



# An expression for the value of a hereditary factor in terms of an environmental equivalent.

Charles Zeleny.

University of Illinois, Urbana, Illinois, U. S. A.

Recent studies of the bar-eye races of *Drosophila* have demonstrated the existence of a number of distinct hereditary factors affecting ommatidial number in the eyes of these flies. Likewise it has been shown that environmental factors acting upon the larvae also influence ommatidial number. A special study has been made of the effect of temperature upon this character.

It has been shown that in the ultra-bar race an increase of one degree Centigrade in temperature causes a decrease of approximately eight percent in ommatidial number. In full eye on the other hand the decrease is only two and a half percent per degree. The heterozygous female produced by a cross between ultra-bar and full eye has an ommatidial number intermediate between the two parents. Its temperature coefficient however is exactly the same as that of ultra-bar or eight percent per degree.

It follows from these facts that the coefficient of dominance of ultra-bar over full eye increases with increase in temperature when the determination is made directly on the basis of the ommatidial counts.

The constant germinal difference between homozygous and heterozygous ultra-bar has a somatic expression which varies in value with the temperature. The difference in ommatidial number between the two is 60.6 at 15°, 39.5 at 20°, 19.2 at 27°, and 21.3 at 30°. If however the somatic difference is expressed in terms of temperature units it is seen at once that it is equal to the effect of a constant temperature difference of approximately ten degrees. At 15° the effect produced by the germinal difference in question is the same as that produced by a temperature diffe-

rence of 10.3 degrees Centigrade, at 20° the same as that produced by a difference of 10.2 degrees, at 27° by a difference of 8.4 degrees, and at 30° by 11.0 degrees.

The germinal difference in question therefore has approximately a constant environmental equivalent.

A more complete discussion of these results will appear in an early number of the Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory of Woods Hole, Mass., U. S. A.

---

# Ueber sexuelle Differenzierung und relative Sexualität.

Von **M. Hartmann** (Berlin-Dahlem), „Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie“.

(Mit 10 Abbild. im Text.)

Die Sexualität im engeren Sinne, d. h. die geschlechtliche Differenzierung der kopulierenden Gameten ist eine Erscheinung, deren Allgemeingültigkeit für alle Organismen mit Befruchtung resp. geschlechtlicher Fortpflanzung noch keineswegs überall in Biologenkreisen anerkannt wird. Es ist das leicht verständlich. Hat doch schon die ältere Protistenforschung gezeigt, daß in den verschiedensten Gruppen der Protozoen, Algen und Pilze die extreme Eibefruchtung durch allerhand Uebergänge bis herunter zu rein isogamen (ohne erkennbare Geschlechtsdifferenzierung) Befruchtungsvorgängen führt, die morphologische Geschlechtsdifferenzierung sich also offenbar in den verschiedensten Gruppen selbständig aus isogamen Gliedern entwickelt hat. Wäre aber die Sexualität nur eine Teilerscheinung der geschlechtlichen oder Befruchtungsvorgänge, dann würde das Grundproblem der Befruchtung durch die schönen und interessanten Ergebnisse der experimentellen Arbeiten der letzten Jahrzehnte über die Vererbung und Bestimmung der Geschlechter noch gar nicht berührt, und es bestände auch keine Aussicht, auf diesem Wege dem Problem beizukommen. Ja, wir stünden dem Befruchtungsproblem hoffnungsloser als je gegenüber, da in der heutigen Literatur, soweit ich sie wenigstens kenne, nicht einmal ein Ansatz zu einer gangbaren Hypothese zur Erklärung der Befruchtung vorliegt, nachdem die beiden bisher in der Biologie herrschenden Befruchtungshypothesen — die Amphimixislehre und Verjüngungslehren — durch die neueren Forschungen als erledigt werden können.

Ganz kurz sei die gegenwärtige Lage dieser Hypothesen skizziert. Die Amphimixis ist, wie ich schon früher betont habe, nur die Folge der Befruchtung, sie kann also, wie übrigens ihr Begründer, A. Weismann, schon selbst hervorgehoben, niemals

die Ursache der ersten Befruchtungsvorgänge, ja streng genommen, überhaupt nicht die Physiologie der Befruchtung erklären. Zudem setzt sie ja eine genotypische Verschiedenheit der kopulierenden Gameten (also in gewissem Sinne auch eine Art sexueller Differenzierung) voraus. Noch schwerwiegender spricht dagegen das doch bei niederen Organismen recht häufige Vorkommen von streng autogamen Befruchtungsvorgängen, die eindeutig zeigen, daß hier eben keine genotypische Verschiedenheit der Gameten vorliegt. Diese weite Verbreitung der Autogamie (unter den Protozoen ist bei Heliozoen, Myxosporidien, Microsporidien bisher ausschließlich antogame Befruchtung bekannt geworden, desgl. bei Hefepilzen und bei sehr vielen Ascomyceten, Hymenomyceten und Uredineen) nimmt der Amphimixis aber jede Bedeutung als allgemeine Befruchtungshypothese, indem die Amphimixis nur als Folge eines Teiles der Befruchtungsvorgänge erscheint.

Der 2. Gruppe von Befruchtungshypothesen, den sog. Verjüngungshypothesen ist aber ebenso durch unsere *Eudorinaver*-suche aller Boden entzogen. Wurde doch diese Volvocinee jetzt über 2400 Generationen hindurch bei Ausschluß der Befruchtung ohne physiologische Depression und ohne sonstige Regulierung rein agam bei gleicher Teilungsrate gezüchtet. (Hartmann 21.) Man hat zwar die Tragweite dieses Resultates einzuengen versucht durch den Hinweis auf den rein pflanzlichen Stoffwechsel des Versuchsobjektes und die Möglichkeit gegenteiliger Verhältnisse bei rein tierischen Protisten. Aber bei Fragen von derart allgemein biologischer Geltung dürfte wohl die Verschiedenheit des Stoffwechsels ziemlich belanglos sein und dadurch, daß für einen einzigen, wenn auch pflanzlichen Organismus die Verjüngungshypothese ausgeschlossen ist, ist ja auch schon ihre Allgemeingültigkeit erledigt und wir müßten doch wieder nach einer andern allgemeinen Erklärungsweise suchen. Dazu kommt aber noch, daß mein Mitarbeiter Herr Dr. Bělař nun auch in mehrjährigen (3 Jahre) Versuchen für einen tierischen Protisten, das Sontentierchen *Actinophrys sol*, dasselbe Resultat erzielt hat, und daß ich sogar ein Metazoen, das Turbellar *Stenostomum leucops* in beinahe 3 Jahren über 180 Generationen hindurch rein agam ohne Depressionen kultiviert habe.

Angesichts dieser Sachlage des Problems hat man nun, wie z. B. Knip in der Diskussion zu diesem Vortrag in Wien, die

pessimistische Meinung ausgesprochen, daß es überhaupt keine einheitliche physiologische Lösung des Befruchtungsproblems gäbe und die Sexualität selbst tatsächlich an verschiedenen Stellen des Organismenreiches selbständig aus vermutlich ganz verschiedenen Ursachen in Erscheinung getreten und verursacht sei. Das hieße aber einer derart fundamentalen, einheitlich durch Protisten-, Tier- und Pflanzenreich durchgehenden Lebenserscheinung gegenüber den Verzicht einer einheitlich kausalen Erklärung und damit der kausalen Forschung dieses Problems überhaupt proklamieren. Zu einem solchen Harakiri scheinen mir aber die „Tatsachen“ in keiner Weise die Forschung zu nötigen.

Ganz anders wird nämlich die Problemlage, wenn sich zeigen läßt, daß die sexuelle Differenzierung, zum mindesten eine physiologische Geschlechtsdifferenzierung, eine allen Befruchtungsvorgängen zukommende Erscheinung ist. Gehört sie mit zum Wesen der Befruchtung, dann kann sie mit Recht und mit Erfolg zugleich als Ausgangspunkt einer Sexualitätshypothese der Befruchtung benutzt werden, und den oben erwähnten experimentellen Untersuchungen käme nicht nur eine Bedeutung für das spec. Sexualitätsproblem, sondern zugleich für das weitergreifende allgemeine Befruchtungsproblem zu, da die Sexualität zugleich als das Grundphänomen der Befruchtung betrachtet werden könnte. Vor allem gilt es daher, die Frage zu entscheiden, ob die geschlechtliche Differenzierung der kopulierenden Gameten als eine allgemein gültige Erscheinung betrachtet werden kann, oder ob den Beobachtungen und Experimente entgegenstehen.

Der Grund, weshalb vielfach in Biologenkreisen die Sexualität als eine sekundäre, untergeordnete Erscheinung bei der Befruchtung betrachtet wird, ist die schon erwähnte weite Verbreitung der morphologischen Isogamie bei Protozoen, Algen und Pilzen. Es unterliegt ja wohl auch keinem Zweifel, daß die extreme Geschlechtsdifferenzierung der Gameten, die sogenannte Oogamie, in den verschiedenen Protistengruppen sich sekundär selbständig entwickelt hat. Demgegenüber ist es nun nicht uninteressant, daß gerade von seiten der neueren Protistenforschung die These der allgemeinen sexuellen Differenzierung erhoben wurde (Schaudinn, Prowazek, Hartmann), ja, daß sogar der Altmeister der Protozoenforschung O. Bütschli, schon vor mehr als 30 Jahren diese These als erster aufgestellt hatte.

Besonders durch neuere genauere cytologische Untersuchungen hat sich für fast alle näher darauf hin untersuchten isogamen Protozoen zum mindesten eine physiologische (Foraminiferen, Volvocineen), vielfach auch eine morphologische Geschlechtsdifferenzierung nachweisen lassen, die sich bei äußerer Gleichheit der Gameten an ihren Kernen, und zwar in dem Überwiegen der lokomotorischen Kernkomponente zu erkennen gibt (Gregarinen, Infusorien).\*) Einen Fall möchte ich hier besonders erwähnen,

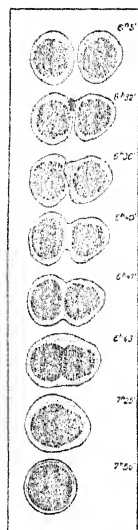


Abb. 1.

das Sontentierchen *Actinophrys sol*, das bisher in der Protozoenliteratur als Paradebeispiel isogamer Befruchtung galt. Hier konnte neuerdings mein Mitarbeiter, Dr. Bělař, eine ungemein deutliche Geschlechtsdifferenzierung nachweisen, indem der eine männliche Gamet mittels eines Pseudopodiums aktiv in den anderen weiblichen hinüberfließt. (Abb. 1.) Von allen Protozoen mit morphologischer Isogamie hat sich bisher nur bei *Amoeba diploidea* weder ein cytologischer noch ein physiologischer Anhaltspunkt für eine Geschlechtsdifferenzierung nachweisen lassen.\*\*\*) Bei Pilzen ist ebenfalls fast durchgängig durch die neueren Untersuchungen von Blakeslee, Burgeff und Kniep physiologische Anisogamie nachgewiesen und bei Algen ist eine physiologische Geschlechtsdifferenzierung bei morphologischer Isogamie für *Ectocarpus*, *Dasycladus*, *Acetabularia*, *Phyllobium*, verschiedene *Volvocineen* schon lange bekannt. Für *Spirogyra* war sie bereits von Tröndle wahrscheinlich gemacht und wurde neuerdings von Hemleben eingehender nachgewiesen. Die große Zahl isogamer Chloro-

\*) Näheres darüber siehe Hartmann (1917). Von besonderem Interesse ist noch die neueste Feststellung von Berlin (1923) daß bei scheinbar isogamen Monocystiden (Gregarinen), die gametenbildenden Eltertiere (Gamonten) deutliche sexuelle Unterschiede besitzen, also sogar sekundäre Geschlechtscharaktere schon ausgebildet sind.

\*\*) Versuche haben ergeben, daß Kulturen aus einzeln isolierten Zygoten wieder normale Sexualität lieferten. Diploid-genotypische Geschlechtstrennung (s. unten) liegt also hier bestimmt nicht vor. Da die verschiedenen Einzelakte der Befruchtung (Gametenverschmelzung, Caryogamie und Reduktion) hier ganz zusammengedrängt und ineinandergeschoben sind, so ist auch wenig Hoffnung vorhanden, eine andere Art der Geschlechtstrennung hier nachweisen zu können.

phyceen, Conjugaten und Diatomeen ist aber in dieser Hinsicht überhaupt nicht, weder cytologisch noch biologisch untersucht. Diese negativen, alle aus älterer Zeit stammenden Angaben können daher in keiner Weise gegen die Allgemeingültigkeit der sexuellen Differenzierung angeführt werden. Man darf wohl mit Sicherheit erwarten, daß auch hier wie bei den Protozoen und Pilzen bei genauerer cytologischer und experimenteller Prüfung die meisten Formen sich als anisogam werden nachweisen lassen. Bei diesem Stand der Forschung kann man jedenfalls behaupten, daß es außerordentlich wahrscheinlich ist, daß allgemein zum mindesten eine physiologische Verschiedenheit der Gameten vorliegt, die mithin einen wesentlichen Zug der Befruchtungsvorgänge ausmacht. Ja, mir will scheinen, daß man noch weiter gehen und die sexuelle Verschiedenheit der Gameten und Gametenkerne (eventuell auch der Chromosomen) als ein physikalisches Postulat ansprechen kann. Denn wie sollten zwei getrennte physikalische Systeme in gesetzmäßige Beziehungen zueinander treten können, wenn sie völlig gleichartig wären? Die Voraussetzung für eine allgemeine Sexualitätshypothese der Befruchtung scheint mir demnach wohl gegeben. Es fragt sich nun, welchen Bedingungen eine solche Sexualitätshypothese dabei genügen muß und wie sie die Befruchtung zu erklären vermag.

Die bisher bekannten Tatsachen der Verteilung und Vererbung des Geschlechts nötigen uns zunächst zu folgenden drei Annahmen:

1. Jedes sexuell differenzierte Individuum (♂ oder ♀) sowie jede sexuell differenzierte Gamete enthält zugleich die vollständigen Anlagen zur Erzeugung des entgegengesetzten Geschlechts.

Von den vielen Tatsachen, die diesen Satz beweisen, begnüge ich mich, nur zwei Versuchsergebnisse von niederen Organismen anzuführen, da meines Wissens nur für letztere die Gültigkeit des Satzes nicht allgemein anerkannt ist (Knip, G. Hertwig). F. Wettstein hat bei einer monöcischen *Vaucheria*-Art durch Parthenogenese auslösende Mittel nicht nur Oogone, sondern auch Antheridien ohne Befruchtung zur Entwicklung zu bringen vermocht. Die daraus entstandenen Regenerate lieferten wieder normale Ausbildung von ♂ und ♀ Geschlechtsanlagen. Sowohl die männlich wie die weiblich differenzierten

Geschlechtszellen bildeten also wieder beiderlei Geschlechter, enthalten somit die Anlagen zur Erzeugung beider Geschlechter\*) Auch bei *Actinophrys sol* ist es Bělař gelungen, haploide ( $\sigma$  wie  $\varphi$ ) Gameten zur Encystierung (Azygotenbildung) und zur parthenogenetischen Entwicklung zu bringen. Auch diese parthenogenetisch entstandenen Actinophren gaben (nachdem sie durch einen noch nicht näher aufgedeckten Regulationsvorgang diploid geworden waren) wieder normale Befruchtung mit der oben geschilderten Differenzierung in je einen  $\sigma$  und  $\varphi$  Gameten. Die Gültigkeit unserer These, die Correns schon immer für höhere Pflanzen und Tiere vertreten hatte, auch für niedere Organismen und zwar nicht nur für diploide sondern auch für haploide, ist dadurch erwiesen. In diesem Zusammenhang sei auch noch auf die Experimente von Noll hingewiesen, der bei Equiseten an den haplodiöcischen Gametophyten durch Hinzufügung, resp. Weglassen von Phosphaten die entgegengesetzten Geschlechtsorgane, also Oogonien an männlichen und Antheridien an männlichen Gametophyten erzielt hat.

2. Aus der ersten These erfolgt ohne Weiteres die zweite, daß somit die Geschlechtsbestimmung nur in der Unterdrückung der Merkmale des einen Geschlechts besteht.

3. Die Geschlechtsbestimmung wird entweder während der vegetativen Phase durch äußere oder innere Bedingungen ausgelöst oder sie geschieht durch besondere geschlechtsbestimmende, erblich festgelegte Faktoren, also mendelistisch, und zwar können beide Modifikationen sowohl in der diploiden wie in einer haploiden Phase eines Organismus auftreten.

Es empfiehlt sich, diese verschiedenen vier Möglichkeiten der Differenzierung der Geschlechter an der Hand der beigegeführten Schemata etwas genauer zu erörtern. (Abb. 2 und 3.)

---

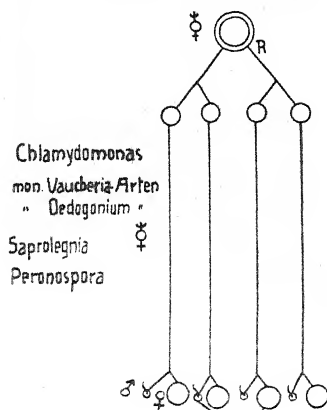
\*) G. Hertwig hält das Vorhandensein des männlichen (M) und des weiblichen (F) Faktors in der haploiden Generation eines Organismus (er meinte vor allem die diöcischen Moose) für einen sekundären Zustand und ist der Meinung, daß bei ursprünglichen Formen nur entweder der männliche (M) oder der weibliche (F) Faktor vorhanden sei. Dieser Ansicht widerspricht, wie die hier angeführten Beispiele (die sich noch vermehren lassen) zeigen, alles bekannte Tatsachenmaterial.



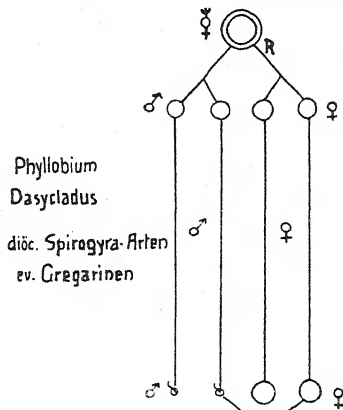
# 1. Genotypische (mendelistische) Geschlechtsbestimmung. Eine mendelistische Geschlechtsbestimmung

## Haplonten.

1. phänotypisch  
a. in der Haplophase

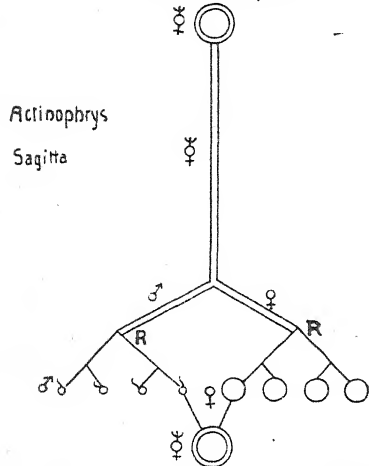


2. genotypisch  
a. azygotisch



## Diplonten.

b. in der Diplophase



b. zygotisch

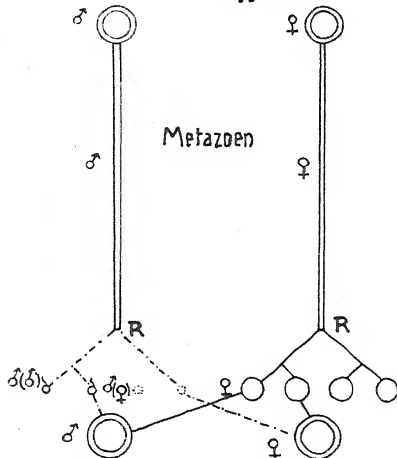


Abb. 2.

kommt in zweierlei sehr verschiedener Weise vor, die man scharf unterscheiden muß:

a) die eine vollzieht sich einfach durch die Reduktionsteilung, die die doppelgeschlechtliche, also gewissermaßen bezüglich

lich der Sexualität heterozygote diploide Phase in 2 einfachgeschlechtliche haploide Formen aufspaltet. Sie besteht also in einer einfachen monohybriden Aufspaltung in Haplophasen, kann daher nur bei Organismen mit ausgesprochener Haplophase, also reinen Haplonten (*Phyllobium*, *Dasycladus*, diöcische *Spirogyra*-Arten, ev. Gregarinen) oder der Haplophase von Diplohaplonten (*Phycomyces*, *Hymenomyceten*, *Laboulbeniaceen* und getrennt geschlechtliche *Moosen*) vorkommen. Ein Geschlechtschromosomenmechanismus ist hierbei zwar nicht völlig ausgeschlossen, aber auch nicht notwendig und ist, wenn er, wie neuerdings für Moose angegeben (Allen), wirklich vorkommt, doch etwas wesentlich anderes wie der bekannte Geschlechtschromosomenmechanismus der Diplonten. Beide Geschlechter sind nämlich homozygot, da sie ja als haploide Formen azygot sind. Sie kann daher als azygot-mendelistisch bezeichnet werden.

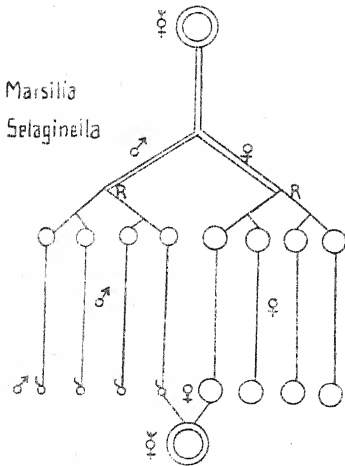
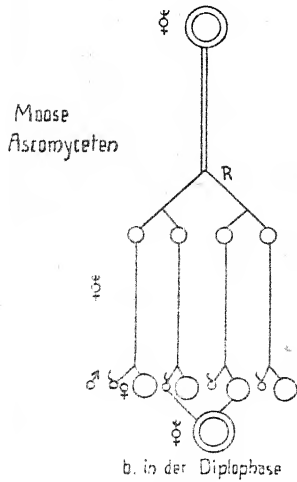
b) Bei der 2. Art mendelistischer Geschlechtsbestimmungen erstreckt sich die Geschlechtsdifferenzierung auf die diploide Phase. Sie findet sich bei allen getrenntgeschlechtlichen höheren Tieren und Pflanzen (Diplonten) und bei dem getrenntgeschlechtlichen Farn *Isoetes Butleri* (Diplohaplont). Die Geschlechtsbestimmung erfolgt hier durch 2 Akte, die Reduktion und Aufspaltung des einen heterozygotischen Geschlechts (♂ bei den meisten Tieren, des ♀ bei den Schmetterlingen und Vögeln) und die Mixis mit dem Gameten des anderen homozygoten Geschlechts nach dem Rückkreuzungsschema, wie das schon Gregor Mendel zuerst vermutet, Correns durch seine *Bryonia*-Versuche wahrscheinlich gemacht und wie es neuerdings für die Metazoen fast allgemein bewiesen hat. Bei den Metazoen wird das Resultat durch den Heterochromosomenmechanismus bewerkstelligt. Dieser 2. Typus kann erst indirekt aus dem 1. phylogenetisch entstanden sein. Der Heterochromosomenmechanismus kann mithin nicht zur Grundlage einer allgemeinen Theorie der Geschlechtsvererbung benutzt werden.

2. Phaenotypische Geschlechtsbestimmung. Als phaenotypische Geschlechtsbestimmung wollen wir mit Burgeff den Modus bezeichnen, bei dem dieselbe nicht erblich genotypisch durch den Chromosomenmechanismus zustande kommt, sondern bei dem sie durch äußere oder innere Bedingungen während des vegetativen Lebens der Organismen ausgelöst wird,

indem sich eine einzelne (resp. mehrere) Zelle des indifferenten doppelgeschlechtlichen Organismus in getrennt geschlechtliche

### Diplo - Haplonten.

1. phänotypisch  
a. in der Haplophase



2. genotypisch  
a. azygotisch

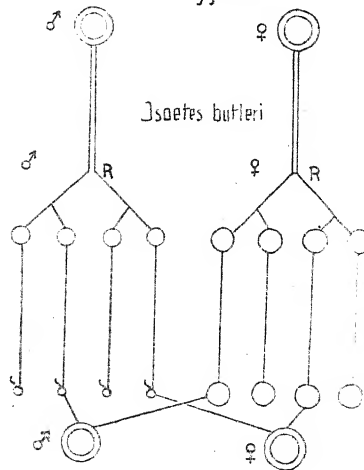
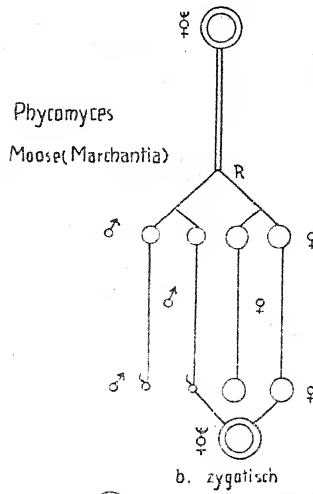


Abb. 3.

Zellen aufteilt. Man kann hier wieder zwei Unterarten unterscheiden, je nachdem dies

a) in der Haplophase eines reinen Haplonten (mon. *Vaucheria*- und *Spirogyra*-Arten, *Chlamydomonas*, vermutlich Oomy-

ceten) oder Diplohaplonten (gemischtgeschlechtliche [haplomonöcische] Moose, *Monoblepharis*) geschieht oder

b) in der Diplophase eines reinen Diplonten (*Actinophrys sol*, *Amoeba diploidea*, *Sagitta*), resp. Diplohaplonten (Farne, Selaginella).

Der erstere Modus ist deshalb bedeutungsvoll, weil er zeigt, daß eine haploide Zelle, also ein einfacher Chromosomensatz die gesamten Potenzen beider Geschlechter besitzt, und daß hierbei jede mendelistische Erklärung der Sexualität völlig ausgeschlossen ist. Hier muß die Geschlechtsbestimmung letzten Endes von Außenbedingungen abhängen. Denn sie steht besonders bei reinen Haplonten direkt mit dem Auftreten der geschlechtlichen Fortpflanzung in Zusammenhang. Diese ist aber, wie Klebs für viele Fälle gezeigt hat, ihrerseits direkt von bestimmten Außenbedingungen abhängig. Ja, Klebs konnte bei *Vaucheria repens* durch Veränderungen der Außenbedingungen sogar die normale Geschlechtsverteilung der Oogone und Antheridien derart verschieben, daß fast jede Zelle Antheridien ausbildete. Dasselbe Resultat gelang mir bei Versuchen mit einer monöcischen *Oedogonium*art im Sommer 1914. Diese völlige Abhängigkeit der Geschlechtstrennung von Außenbedingungen bei vielen Vertretern dieser Gruppe schließt natürlich nicht aus, daß doch andere Vertreter besondere Gene für Gemischtgeschlechtlichkeit und deren Aufteilung in einem bestimmten Entwicklungsstadium besitzen.

Bei dem 2. Modus, der Geschlechtstrennung in der Diplophase, wäre zwar eine mendelistische Erklärung der Sexualität durch einen Heterochromosomenmechanismus in der Art von *Rhabdites* oder den Blattläusen möglich, aber nur bei sekundärem Hermaphroditismus, wobei die Hermaphroditen nicht als gemischtgeschlechtliche, sondern als weibliche Organismen aufzufassen wären. Auch hier müßte aber ein den Heterochromosomenzustand herbeiführender übergeordneter Faktor angenommen werden. Bei echtem primärem Hermaphroditismus (und als solcher müssen die oben erwähnten Beispiele aufgefaßt werden) ist das aber ausgeschlossen. Bei *Actinophrys* und *Sagitta* ist das besonders anschaulich, weil hier die Geschlechtstrennung an eine ganz bestimmte einfache Aequationsteilung gebunden ist. Die sich encystierenden Actinophren teilen sich nämlich durch eine einfache Kern- und Zellteilung in zwei Zellen, die sich als männ-

liche und weibliche Gametocyte erweisen (Abb. 4: 2, 3). Dann erst folgt die Reduktion und hierauf sofort die Copulation der Gameten. (Abb. 4: 4—12.) Die letzte Teilung der Diplophase

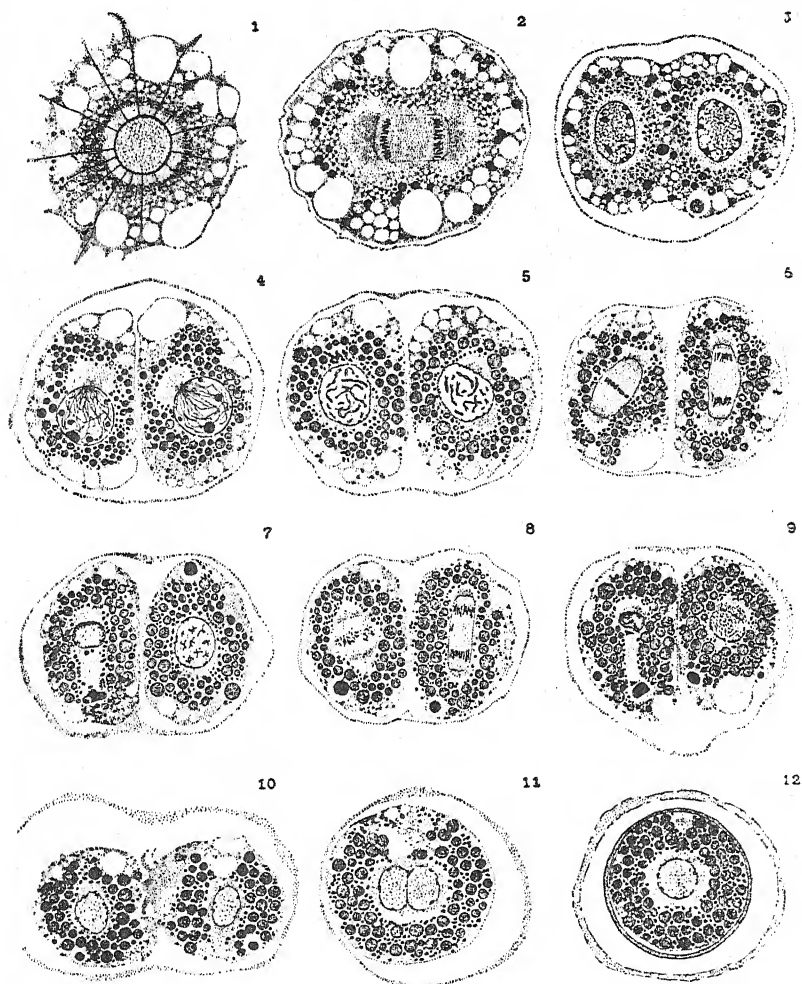


Abb. 4.

zerlegt also die gemischtgeschlechtige Zelle in eine männliche und eine weibliche diploide Zelle. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Sagitta*. Nach der Gastrulation teilt sich nämlich die eine Urgeschlechtszelle in eine rechte und eine linke Zelle, von denen die eine das Ovar, die andere den Hoden liefert.

Außer diesen 3 Thesen ist nun noch eine weitere, überaus wichtige Tatsache für eine Sexualitätshypothese zu berücksichtigen. Es gibt nämlich eine Anzahl von Befruchtungsvorgängen unter den Protisten, bei denen zwar eine deutliche morphologische Geschlechtsdifferenzierung ausgebildet ist, aber das männliche Geschlecht entweder überhaupt nicht zur Ausbildung oder wenigstens nicht zur Funktion gelangt. In diesem Falle wird nun eine Kopulation zwischen Kernen des weiblichen Geschlechtsorgans, des Oogons beobachtet, so z. B. bei dem Ascomyceten *Humaria granulata*. Derartige Fälle nötigen nun unbedingt zur Annahme, daß die Geschlechtsdifferenzierung — die Gruppen, in denen sich solche Fälle finden, zeigen eine phänotypische Geschlechtsbestimmung — nicht zu einer absoluten Verteilung der Geschlechtstendenzen führt und daß unter den Zellen, resp. Kernen eines weiblichen Organs — und dasselbe gilt natürlich auch für ein männliches — wiederum stärker weibliche und weniger starke vorhanden sein müssen, die unter Umständen geschlechtlich miteinander reagieren können.

Alle bisher erörterten Tatsachen führen uns also zu folgender Vorstellung über die Sexualität: Jede Geschlechtszelle (ja jede Zelle überhaupt) ist bisexuell und besitzt die vollständigen weiblichen wie männlichen Anlagekomplexe. Dadurch, daß die einen Anlagekomplexe gefördert werden, resp. in größerer Quantität vorhanden sind, die anderen gehemmt werden oder in geringerer Quantität sich vorfinden, kommt es zu einem Überwiegen der männlichen oder weiblichen Tendenz der Zelle. „Durch das Überwiegen des einen oder des anderen Faktors wird eine Zelle männlich oder weiblich in bezug auf eine andere Zelle, bei der der entgegengesetzte Faktor überwiegt.“ „Die weiblichen und männlichen Sexualzellen sind jedoch nicht rein absolut männlich oder weiblich, sondern nur relativ, besitzen aber doch noch ihren bisexuellen Charakter.“ Es wird sich dabei vermutlich um quantitative Verschiedenheiten im Verhältnis der beiden Geschlechtstendenzfaktoren oder ihrer Wirkung handeln. In Quantitätsunterschieden liegt mithin (nach unserer Auffassung) die Sexualität begründet, und ich habe schon früher aus dieser Auffassung heraus den Schluß gezogen, daß dann besonders bei rein phänotypischer Geschlechtsdifferen-

zierung niederer Organismen wahrscheinlich nicht nur 2 extrem geschlechtliche (bipolare) Geschlechter, sondern mehrere Geschlechtsstufen vorkommen könnten, deren Vorhandensein sich dann experimentell würde nachweisen lassen. Ein solcher Nachweis würde eine Hauptstütze der hier vertretenen Sexualitätshypothese bedeuten. Ich war daher bestrebt, Formen ausfindig zu machen, bei denen sich ein solcher Nachweis führen ließe und suchte sie vor allem bei Algen.

Der Grund, weshalb mir die Algen als besonders geeignet hierfür erschienen, waren gewisse Angaben in der Literatur, wonach verschiedene Algen bei morphologischer Isogamie deutliche physiologische Anisogamie zeigen, und zwar nicht nur dadurch, daß nur Gameten verschiedener Herkunft kopulieren, sondern auch durch ein vielfach deutlich verschiedenes Verhalten der Gameten, sodaß man imstande ist, die eine Sorte als männlich, die andere als weiblich zu kennzeichnen. Eine Angabe von Trümdle an *Spirogyren* schien mir sogar schon eine relative Sexualität im obigen Sinne höchst wahrscheinlich zu machen. Es handelt sich um folgendes: Bei der gemischt geschlechtlichen *Spirogyra spreeana*, die seitlich kopuliert, wechseln in der Regel je zwei männliche mit je zwei weiblichen Zellen ab. Die Zellen gleichen Geschlechtes sind durch eine glatte, die verschiedenen Geschlechtes durch eine gefaltete Querwand (ältere) begrenzt und die Kopulation erfolgt immer über eine gefaltete Querwand (Abb. 5). Nach



Abb. 5.

Hemleben gelten diese Angaben auch für andere monoecische *Spirogyra*-Arten. Hieraus ergibt sich nun der Schluß, daß die vorletzte Teilung die Geschlechtsdifferenzierung bewirkt, jedenfalls muß vor der letzten Teilung die geschlechtliche Tendenz einer jeden Zelle entschieden sein, da die aus der letzten Mutterzelle entstandenen Schwesterzellen das gleiche geschlechtsphysiologische Verhalten haben. Trümdle faud nun ferner, daß die Kopulation, sowie die ihr vorausgehende Geschlechtsdifferenzierung an verschiedenen Stellen eines Fadens zu gleicher Zeit beginnt und von da aus nach beiden Seiten fortschreitet. Auf diese Weise

kann es sich ereignen, daß zwei männliche oder zwei weibliche Doppelzellen aufeinanderstoßen. „Die beiden aneinandergrenzenden Zellen konnten dann nur kopulieren, wenn die eine ihr Geschlecht änderte. So wurde in dem in Abb. 6 abgebildeten



Abb. 6.

Falle die eine Zelle einer weiblichen Doppelzelle männlich, während die angrenzende Zelle der anderen weiblichen Doppelzelle ihr Geschlecht beibehielt.“ Es gibt nur zwei Möglichkeiten für die Erklärung dieses Falles. Entweder handelt es sich um eine relative Sexualität im obigen Sinne oder, was jedoch schwieriger verständlich ist, um eine nachträgliche Umänderung der Sexualität, also eine Umkehr der Geschlechtstendenz. Eine dritte Möglichkeit, die Hemleben besonders für die Erklärung anderer Abnormitäten bei der Sexualität der Spirogyren mit Recht heranzieht, nämlich eine Verschiebung der geschlechtsdifferenzierenden Teilung von der vorletzten auf die letzte erscheint in dem abgebildeten Falle von Tröndle wohl ausgeschlossen, während

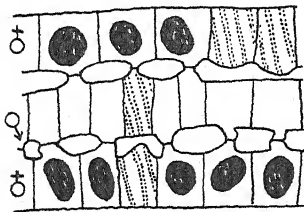


Abb. 7.

für andere Abnormitäten diese Erklärung, sowie die umgekehrte Annahme einer Verschiebung nach vorn auf die drittletzte Teilung offenbar das richtige trifft. Eigene Untersuchungen, die ich im Sommer 1914 zusammen mit Dr. Huth an einer getrennt geschlechtlichen *Spirogyra*-Art in Lunz un-

genommen hatte, hatte uns zunächst dasselbe Resultat ergeben, über das Hemleben soeben berichtet und das schon aus der Tröndleschen Arbeit sich ergab, daß nämlich bei diöcischen Arten in der Tat eine vermutlich genotypisch durch die Reduktionsteilung bei der Keimung der Zygoten bewerkstelligte Getrenntgeschlechtlichkeit in männliche und weibliche Fäden vorliegt (sogenannte Leiterkopulation). Auch bei mehrfacher Kopulation, d. h. wenn mehr als zwei Fäden miteinander in geschlechtliche Reaktion treten, tritt diese Getrenntgeschlechtlichkeit deutlich hervor, wie auch Hemleben neuerdings dies genauer beschrieben hat (Abb. 7). Unter einem sehr großen untersuchten Material fanden wir aber einige Fäden mit mehrfacher Kopulation, von



denen einige wenige Fäden sich als gemischtgeschlechtlich erwiesen, indem einzelne Zellen des Fadens A den Zellen des Fadens B gegenüber sich als männliche Gameten, denen des Fadens C dagegen als weibliche Gameten verhielten, wobei aber von einer regelmäßigen Verteilung der Geschlechter in diesem Faden nicht die Rede sein konnte (Abb. 8). Wenn die Beobachtung an absolut reinem Material festgestellt wäre, so wäre durch sie der Beweis für eine relative Sexualität erbracht. Leider gelang es uns aber nicht, die betr. *Spirogyra*-Art zu kultivieren und somit mit dem Material exakt zu experimentieren, so daß der Einwand erhoben werden

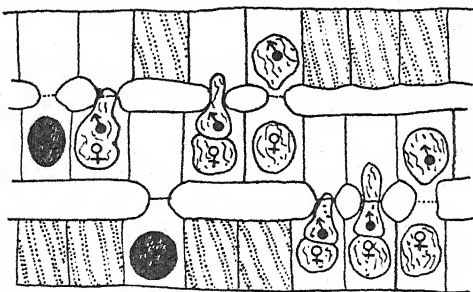


Abb. 8.

kann, daß hier eine Verunreinigung und Bastardierung mit dem Faden einer männlichen Art vorliege. Doch hat neuerdings Czurda ebenfalls an aus dem Freien stammenden Material unsere Beobachtung bestätigt; leider gelang es auch ihm bisher nicht, die Form zu kultivieren und experimentell den Befund sicherzustellen. Die großen Schwierigkeiten, die die Spirogyren der Kultur bieten, sind ja bekannt.

Ein 2. Beispiel einer Grünalge, bei der sich eventuell der Nachweis von relativer Sexualität führen ließe, ist die bekannte Volvocinee *Pandorina morum*. Schon Pringsheim hat in seiner alten klassischen Arbeit angege-

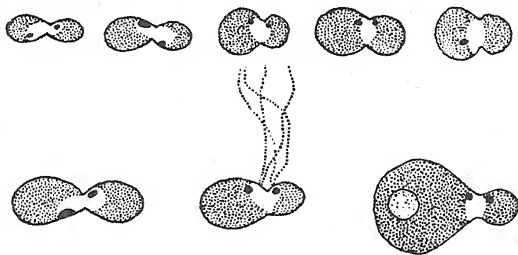


Abb. 9.

ben, daß nur Gameten kopulieren, die von verschiedenen Elterzellen der Kolonie abstammen, daß Gameten verschiedener Elterzellen verhältnismäßig stark in ihrer Größe variieren und in der Regel nur Gameten kopulieren von etwas verschiedener Größe. Wenn man aus den alten Abbildungen von Pringsheim die kopulierenden Gametenpaare einzeln

herauszeichnet und ihrer Größenordnung nach nebeneinander reiht, bekommt man die vorstehende, sehr instruktive Reihe von Gametenpärchen, die, falls die Größe der Gameten etwas mit der Sexualitätsdifferenzierung zu tun hat, ohne weiteres den Gedanken der relativen Sexualität nahelegt (Abb. 9). Obwohl ich die Angaben von Pringsheim an aus dem Freien gesammelten, in Sexualität befindlichem Material von *Pandorina* bestätigen konnte, so gelang es mir auch hier nicht, den Beweis für die vermutete relative Sexualität experimentell zu erbringen. Die *Pandorina* ließ sich zwar sehr gut rein kultivieren, dagegen vermochte ich bisher an diesem kultivierten Stamm durch keinerlei Mittel die Sexualität auszulösen.

Noch einen dritten Fall möchte ich erwähnen, der mir geeignet schien, eine relative Sexualität experimentell nachzuweisen, nämlich die Braunalge *Ectocarpus siliculosus*. Von dieser Alge hatten Berthold und Oltmanns angegeben, daß in Neapel nur Gameten (es sind morphologische Isogameten) kopulieren, die von verschiedenen Elternpflanzen stammen, daß aber beide sich geschlechtsphysiologisch verschieden verhalten, indem die einen (weiblichen) sehr bald nach dem Umherschwärmen sich festsetzen und die Geißel verlieren, während die anderen (männlichen) dauernd beweglich bleiben, die weiblichen festsetzenden umschwärmen und schließlich mit ihnen kopulieren. Die Verhältnisse bei dieser Braunalge ließen erwarten, auch ohne Reinzucht bei entsprechender Versuchsanordnung mit Sicherheit eine relative Sexualität nachzuweisen, falls sie vorhanden ist. Leider führten aber auch bei dieser Form unsere Bemühungen zu keinem Resultat, da in Helgoland, wenigstens im Sommer 1921, keine Sexualität bei der Form auftrat.

Als letztes Beispiel sei eine Beobachtung von Bélař an *Actinophrys sol* angeführt. „Der männliche Gamet bildete sein Pseudopodium auf der dem weiblichen Gameten abgewendeten Seite und zog es bald wieder ein. Nach einer halben Stunde wiederholte sich dieser Vorgang, aber nicht etwa beim männlichen, sondern beim weiblichen Gameten. Die Pseudopodiumbildung war hier etwas schwächer, dauerte ca. eine Viertelstunde und wurde dann rückgängig gemacht. Beide Gameten encystierten sich solitär (parthenogentisch).“ Auch diese Beobachtung läßt sich im Sinne einer ungenügenden Verteilung der Geschlechts-

tendenzen und somit im Sinne einer relativen Sexualität erklären (Abb. 10). Doch handelt es sich auch hier nur um eine nur einmal beobachtete Ausnahmeerscheinung, die nicht weiter verwertet werden konnte.

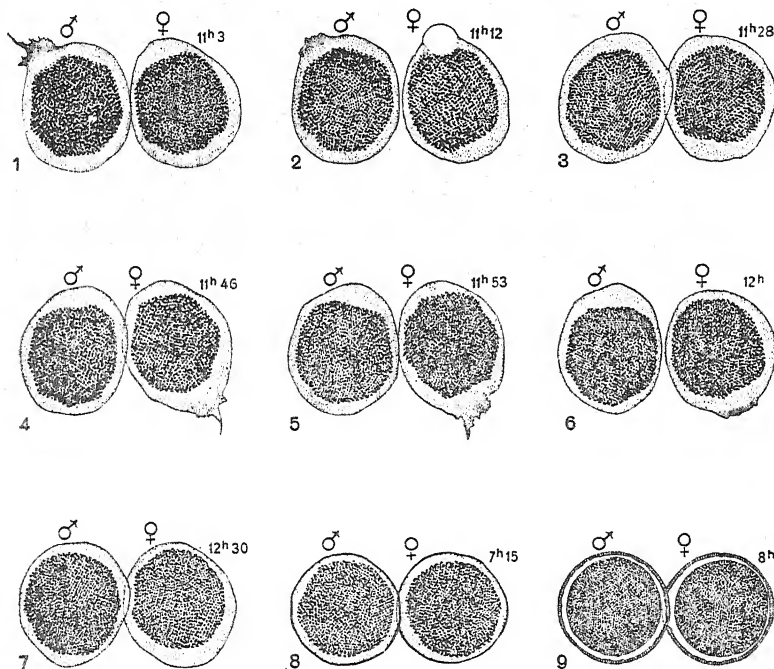


Abb. 10

Dagegen muß ich meine frühere Annahme, daß durch die Untersuchungen von Burger und Kniep an Pilzen eine relative Sexualität experimentell nachgewiesen sei, zurücknehmen, nachdem Blakeslee gezeigt hat, daß die Burgerschen Befunde auf irrtümlicher Grundlage ruhen, während die Weiterführung der Kniepschen Untersuchungen an *Schizophyllum* so komplizierte Verhältnisse ergeben haben, daß sie sich überhaupt noch nicht klar analysieren und einordnen lassen. Ja da wir in dem letzteren Fall nicht das geringste äußere Anzeichen für die Erkennung eines Geschlechtes haben, so ist es nicht möglich, eine Aussage darüber zu machen, ob und wie weit es sich bei den sexuell reagierenden Typen von *Schizophyllum* in den Versuchen von Kniep überhaupt um genotypische Geschlechtsverschiedenheiten handelt oder ob nicht Genverschiedenheiten

ganz anderer Art (Individualstoffe etc.) vorliegen. Die Versuche müssen daher vorderhand aus der Diskussion über diese Frage ausscheiden.

So spärlich und unsicher die Befunde über eine relative Sexualität zur Zeit auch noch sind, so kommt ihnen doch eine große Bedeutung zu und es ist zu hoffen und zu wünschen, daß es in absehbarer Zeit möglich wäre, an einem oder dem anderen der erwähnten Objekte zu einem sicheren Resultat zu gelangen. Denn damit wäre wohl der beste Beweis für die Richtigkeit der Sexualitätshypothese erbracht. Andererseits wäre das Fehlen einer relativen Sexualität natürlich noch durchaus kein Beweis gegen die Hypothese.

Bisher haben wir noch nicht erörtert, inwieweit eine solche Sexualitätshypothese, wie sie im vorstehenden zu erläutern versucht wurde, die Erscheinungen der Befruchtung physiologisch zu erklären vermag. Daß eine solche sexuelle Spannung (quantitative Verschiebung der männlichen und weiblichen Sexualfaktoren in den Gameten) nicht nur die Befruchtungsbedürftigkeit verständlich machen, sondern auch den Tatsachen der Geschlechtsverteilung und Geschlechtsvererbung gerecht würde, leuchtet ohne weiteres ein. Sie würde es aber auch „ermöglichen, eine kausale Erklärung des Vorganges der Befruchtung anzubahnen, da man annehmen kann, daß mit der Entstehung sexuell differenzierter Zellen bzw. Kerne in diesen zugleich die Spannung erzeugt wird, welche extrem differenzierte Zellen zur Vereinigung und zum Ausgleich der Kerndifferenz und somit der Spannung bringen“.

Dieser letztere Gedanke, den ich bisher nur in dieser kurzen Fassung mehr angedeutet als ausgeführt hatte, ist vielfach mißverstanden worden, wie der Artikel von G. Hertwig sowie die Diskussion mit Kniep gezeigt hat. Daß damit jede einzelne Etappe (vor allem in jedem Fall die eigentliche geschlechtliche Reaktion) jedes Befruchtungsphänomens damit erklärt werden kann, habe ich nie angenommen. Bin ich mir doch von jeher bewußt gewesen, daß die Befruchtung nicht ein einziger kurzer Vorgang ist, der sich in die einfache Definition „Verschmelzung zweier Zellen und vor allem deren Kerne“ einspannen läßt, sondern daß die Reihe eines jeden Befruchtungsphänomens auch die geschlechtliche Differenzierung, die synaptischen Vorgänge und

die Reduktion umfaßt. Daher war ich auch schon früher (1909) der Meinung, daß sich das Wesen der Befruchtung nur durch folgende Definition erfassen läßt: „Verschmelzung zweier sexuell differenzierter Zellen, resp. Kerne mit darauf folgender Reduktion“, wobei ich die synaptischen Phänomene mit zur Reduktion rechnete. Man muß eben bei jedem Befruchtungsvorgang folgende sechs Etappen unterscheiden, die man wieder in drei Hauptgruppen zusammenfassen kann:

- |   |   |  |  |
|---|---|--|--|
| 1. Sexuelle Differenzierung                               | } | I. Geschlechtstrennung oder präsexuelle Phänomene. |  |
| 2. Gametenbildung, sexuelle Reife oder Reaktionsfähigkeit |   | }  | II. Geschlechtsreaktion oder sexuelle Phänomene im engerem Sinn. |
| 3. Gametenkopulation                                      | } |  |  |
| 4. Caryogamie   |   |  | }  |
| 5. Chromosomenkonjunkation (Synapsis)                     |   | }  |  |
| 6. Reduktion  |   |  |  |

Nur die Gesamtheit dieser 6 Etappen bildet eine geschlossene Befruchtungskette, fehlt ein Glied, und ein solches Fehlen kann nur bei den Endgliedern eintreten, dann ist die Befruchtung unvollständig. Nun können bei den verschiedenen Organismen nicht nur die 3 Hauptgruppen mehr oder minder voneinander getrennt und mit anderen Entwicklungsvorgängen verknüpft sein, sondern auch fast jede der einzelnen 6 Etappen. Andere Entwicklungsvorgänge können und werden daher für das Zustandekommen einer einzelnen Etappe kausal unter Umständen eine hervorragendere Rolle spielen, als das eigentliche sexuelle Moment. Die erste auslösende Erscheinung der gesamten Kette von Befruchtungsvorgängen ist aber immer die Herbeiführung einer sexuellen Spannung, und dieses erste Glied löst früher oder später, oft kausal verknüpft mit anderen Entwicklungsfaktoren, die nächstfolgende Etappe aus, die stets gesetzmäßig in der oben gekennzeichneten Reihenfolge eintritt. Nur in einfachsten Fällen, wie etwa bei *Chlamydomonas* und monöcischen *Spirogyra*-Arten, also Haplonten mit phänotypischer Geschlechtsdifferenzierung, bei denen auf die sexuelle Differenzierung sofort die sexuelle Reaktion erfolgt, die wiederum direkt bei der Keimung der Zygote Synapsis und Reduktion im Gefolge hat, wäre ein solcher direkter

Kausalzusammenhang möglich. Meist ist er jedoch durch andere eingeschobene Entwicklungsvorgänge und Koppelung einer einzelnen Etappe mit solchen geradezu verwischt. Ein Beispiel bietet die weite zeitliche Hinausschiebung der postsexuellen Phänomene (Synapsis und Reduktion) bei allen Diplonten, die hinter die präsexuelle (Geschlechtstrennung) der nächsten Sexualperiode verschoben und direkt mit der ersten Etappe der eigentlichen Sexualphänomene der nächsten Befruchtung verkoppelt sind. Ja, sogar die einzelnen Etappen der eigentlichen Sexualphänomene wie vor allem die Gametenkopulation und Caryogamie können bekanntermaßen weit auseinandergerissen und letztere (Etappe 4) zeitlich und kausal enger mit Synapsis und Reduktion (Etappe 5 und 6) verknüpft sein, wie die Fälle von *Amoeba diploidea* (Hartmann und Naegler) den Ascomyceten (Claussen), Uredineen, sowie die gonomeren Kerne der Cladoceren (Rückert, Haecker) zeigen.

So gelockert und verwischt die kausale Abhängigkeit der einzelnen Etappen der Sexualphänomene von einander und vor allem von dem ersten auslösenden Glied auch sein mag, die gesetzmäßige Reihenfolge und die dadurch bedingte Abhängigkeit von einander zeigt, daß trotzdem ein solcher Kausalzusammenhang besteht, wenn auch bei den meisten komplizierteren Befruchtungsvorgängen andere innere Entwicklungsfaktoren dabei mitspielen und direkt die beherrschende Rolle spielen. Nur in diesem Sinne war der oben zitierte Satz von der kausalen Auslösung der Befruchtung durch die sexuelle Differenzierung zu verstehen und nur in diesem Sinne kann die innerste Ursache und der eigentliche Kern der Befruchtungsphänomene im Sinne unserer Sexualitätshypothese aufgefaßt werden.

Zum Schluß erhebt sich noch die Frage, ob es heute schon möglich ist, Näheres über das eigentliche Wesen der Sexualitätsfaktoren, resp. -substanzen und ihre Lokalisation in der Zelle auszusagen. Bütschli, Schaudinn und ich selbst hatten früher diese Substanzen in den Kern verlegt und, wie wir uns heute ausdrücken, die lokomotorische Komponente der Protistenzelle als den männlichen, die generative als den weiblichen Faktor angesprochen. Der Grund für diese Annahme war der, daß die stärkere Ausbildung der Geschlechtsunterschiede der Gameten in allen Protistengruppen in einer stärkeren Ausbildung der Beweglichkeit (Centren, Bewegungsorganellen etc.) in der männlichen,

der trophischen Funktionen (Reservestoffe u. s. w.) in der weiblichen Gamete zum Ausdruck kam. Doch habe ich bereits 1917 in meinem Protozoenbuch die Schwierigkeiten, die einer solchen Deutung entgegenstehen, hervorgehoben und betont, daß es sich empfehlen würde, zunächst die Sexualitätshypothese rein physiologisch zu fassen. Nur an einem Punkt können wir, wie ich glaube, mit Nachdruck festhalten, daß nämlich letzten Endes die Geschlechtsdifferenzierung in Verschiedenheiten der Kerne liegen muß. Es erscheint mir überflüssig an dieser Stelle, nochmals das reiche Beobachtungsmaterial anzuführen, das zwingend zu diesem Schlusse führt. Es sei nur noch einmal an die phänotypische Geschlechtsdifferenzierung bei einer extrem autogamen Befruchtung erinnert. Natürlich ist die Lokalisation im Kern nicht so zu verstehen, daß besonders bei komplexen Befruchtungsvorgängen das Protoplasma dabei keine Rolle spielen würde. Das könnte höchstens in solchen einfachen Fällen in gewissem Sinne verwirklicht sein, in denen auf die Geschlechtstrennung (es käme wohl nur eine phänotypische in Frage) sofort die Geschlechtsreaktion folgt. Meist (bei genotypischer Geschlechtstrennung eigentlich immer) sind aber diese beiden Etappen der Befruchtung durch kürzere oder längere Entwicklungsvorgänge voneinander getrennt, wie wir oben gesehen haben. Für den Eintritt dieser 2. Gruppe, den eigentlichen Sexualitätsphänomenen, dürfte aber fast stets das Protoplasma irgendwie stärker oder schwächer mitwirksam sein. So wird z. B. die Geschlechtsdifferenzierung bei *Phycomyces* genotypisch durch die Reduktionsteilung vor der ersten Sporenbildung bewerkstelligt. Die Geschlechtsreaktion dagegen der so entstandenen männlichen, resp. weiblichen Zellfäden wird erst später durch Außenbedingungen, also auf dem Wege über das Protoplasma induziert.<sup>1)</sup> Und bei der diploiden *Sagitta* wird phänotypisch durch eine Zellteilung nach der Gastrulation die Geschlechtsdifferenzierung herbeigeführt; aber auch

<sup>1)</sup> Günther Hertwig, der zwar im allgemeinen der Sexualitätshypothese zustimmt, hat gegen die Geschlechtstrennung im Kern gerade das zeitliche und räumliche Auseinanderliegen von Geschlechtsdifferenzierung und Geschlechtsreaktion bei *Phycomyces* angeführt. Wie unsere obigen Ausführungen zeigen, treffen diese Argumente unseren Standpunkt überhaupt nicht. Das Mißverständnis ist wohl nur durch die kurze Fassung unserer Ansicht hervorgerufen. Er selbst verlegt dann auch letzten Endes die Ursache der Geschlechtsdifferenzierung wieder zurück in den Kern. Es besteht somit hinsichtlich dieses Punktes kein Gegensatz zwischen uns.



hier werden erst in einem viel späteren Entwicklungsstadium durch die Entwicklung selbst geschaffene Innenbedingungen, die natürlich für die Keimanlagen Umweltfaktoren darstellen, die indifferenten Keimzellen zu reaktionsfähigen männlichen und weiblichen Gameten. Trotzdem wird bei *Phycomyces* wie bei *Sagitta* an der Lokalisation der Geschlechtsfaktoren im Kern festzuhalten sein.

Ueber die nähere Lokalisation der Geschlechtsfaktoren im Kern wissen wir dagegen zur Zeit nichts Sicheres und können nur mehr oder minder wahrscheinliche Vermutungen darüber äußern. Von der oben erwähnten, früher von mir im Anschluß an Bütschli und Schaudinn vertretenen Ansicht, daß der männliche Faktor in der lokomotorischen, der weibliche Faktor in der generativen Komponente im Kern lokalisiert sei, möchte ich heute völlig absehen, da die betreffenden Eigenschaften zwar für die Geschlechtszellen charakteristisch zu sein scheinen, wir aber nicht wissen, ob dieselben sekundäre bis zu einem gewissen Grad nebensächliche Phänomene der Sexualität darstellen und wir keine Anhaltspunkte haben, wie hier eine Entscheidung getroffen werden kann.

Ebenso wenig Sicheres haben aber die Resultate an höheren Tieren ergeben, trotz der schönen Ergebnisse der Geschlechtschromosomenforschung und der Versuche über geschlechtsgebundene Vererbung und über Intersexualität. Denn alle diese Untersuchungen an genotypisch Diploiden geben uns zunächst überhaupt keine Auskunft über die Geschlechtsfaktoren, sondern nur über den Geschlechtsdifferentiator, der die geschlechtliche Tendenz der Zelle bestimmt. Über diese Tatsache kann kein Zweifel bestehen und dies dürfte aus den früheren Darlegungen einleuchtend sein. Doch wird in der Vererbung und Sexualitätsliteratur, leider auch in manchen mendelistischen Formulierungen der Geschlechtsvererbung dieser Unterschied zwischen Geschlechtsfaktoren und Geschlechtsdifferentiator oft nicht deutlich und scharf genug auseinandergehalten, sodaß vielfach Unklarheiten und Verwirrungen über diesen Punkt herrschen und meistens die Geschlechtsfaktoren ohne Weiteres in die X- und Y-Chromosomen verlegt werden. Daß aber nicht in den Geschlechtschromosomen allein die eigentlichen Geschlechtsfaktoren lokalisiert sein können, zeigen übrigens die neuesten Befunde von Bridges auf diesem Gebiet in deutlichster Weise. Bridges hat bei *Drosophila*



gefunden, daß das Geschlecht nicht nur von dem Verhältnis der Geschlechtschromosomen, sondern auch von der Menge der anderen Chromosomen abhängig ist, so daß trotz richtiger Kombination der Geschlechtschromosomen durch Vermehrung der übrigen Chromosomen das Geschlecht geändert werden kann.

Die Befunde von Bridges bestärken mich, einen anderen hypothetischen Gedanken zu äußern, den ich bisher nicht näher ausgeführt hatte, weil es mir überflüssig erschien, auf diesem Gebiete mit unbeweisbaren neuen Hypothesen hervorzutreten. Die Versuche von Bridges und vielleicht noch mehr die von F. Wettstein mit Kreuzungen verschieden-genomiger Moosgametophyten zeigen nun aber Wege, wie eine solche Hypothese experimentell geprüft werden kann, und daher sei sie hier zum Schluß noch kurz erwähnt: Wir haben gesehen, daß zu den sexuellen Phänomenen nicht nur die Gametenkopulation und Caryogamie, sondern auch die Synapsis und Reduktion gehören. Die sexuelle Reaktion ist also nicht mit der Vereinigung sexuell verschiedener Zellen und Kerne abgeschlossen, sondern früher oder später folgt als weitere Sexualreaktion die Synapsis mit der Chromosomenkonjugation. Daß bei der Synapsis homologe Chromosomen paarweise zusammentreten, haben neuere cytologische Untersuchungen einwandfrei gezeigt. Und dies gilt nicht nur für amphimiktische Befruchtungsvorgänge, bei denen genotypische Verschiedenheiten der konjugierenden Chromosomen angenommen werden können, sondern auch, wie Bělař für *Actinophrys* nachgewiesen hat, bei strenger Autogamie, wobei die Chromosomen-garnituren genotypisch völlig gleich sind und die Kerne sich nur durch ihre verschiedene sexuelle Tendenz unterscheiden. Da erhebt sich aber für die physiologische Betrachtung dieser für das Wesen der Befruchtung ebenso wichtigen 5. Etappe der Befruchtung dieselbe Fragestellung wie bei der meist nur allein ins Auge gefaßten Gametenkopulation und Caryogamie (3. und 4. Etappe), nämlich die Frage, ob nicht auch die paarweis konjugierenden Chromosomen in ähnlicher Weise sexuell verschieden sind, wie die kopulierenden Kerne und Gameten, resp. ob nicht in einer solchen sexuellen Verschiedenheit der Chromosomen die ganze Sexualität begründet sei. Die Ueberlegungen, die uns oben (S. 207) zur Annahme einer mindestens physiologischen Differenzierung der Gameten und Gametenkerne geführt haben, lassen sich auch auf Chromosomen ausdehnen und führen somit zu dem Gedanken, daß auch zwischen

den konjugierenden, homologen Chromosomen Verschiedenheiten irgend welcher Art, die wir eben sexuelle nennen, vorhanden sein müssen. Gerade die auffallende Gesetzmäßigkeit, die uns in dem paarweisen Zusammentreten der Chromosomen auf dieser Etappe der Sexualität entgegentritt, legt einen solchen Gedanken nahe. Diese Ansicht ähnelt zwar bis zu einem gewissen Grade der, die G. Hertwig entwickelt hat, unterscheidet sich aber doch wesentlich dadurch, daß die Geschlechtsfaktoren nicht als besondere Gene aufgefaßt werden, wie irgendwelche Gene für eine somatische Eigenschaft, sondern daß jedem Gen eine solche sexuelle Stimmung, also ein quantitativ verschiedenes Massenverhältnis (das genotypisch festgesetzt sein kann) der männlichen und weiblichen Substanzen und damit eine bestimmte sexuelle Tendenz innewohnt. Die Gesamttendenz einer sexuell differenzierten Gamete oder Zygote ist daher nicht nur an das Vorhandensein oder Fehlen irgend eines Geschlechtschromosoms gebunden, sondern ergibt sich aus der Konstellation seiner sämtlichen chromosomalen Komponenten, wobei natürlich besondere Gene für die Geschlechtsdifferenzierung bei genotypischer Geschlechtsverteilung (also Geschlechtsdifferentiationen), die wohl in den Geschlechtschromosomen lokalisiert sein können, mitwirken können. Die Ergebnisse von F. Wettstein und Bridges stehen mit einer Auffassung, wie sie hier entwickelt wurde, ganz im Einklang (im Gegensatz zur Heterochromosomenlehre) und vor allem, und das ist das Wichtigste, zeigen sie Wege, auf denen eine solche Hypothese, sowie überhaupt die ganze Frage nach der Lokalisation der Geschlechtsfaktoren experimentell in Angriff genommen werden kann.

### Literaturverzeichnis.

- Bělař, K., Untersuchungen über den Formwechsel von *Actinophrys sol*, I. Teil. Die Morphologie des Formwechsels. Arch. f. Prot., Bd. 46, 1922.
- Berlin, H. 1923, Untersuchungen über Monocystiden. Arch. f. Prot.
- Berthold, 1887. Mitteilungen der Zool. Stat., Neapel.
- Blakeslee, C. F., 1904, Sexualreproduktion in *Mucorineae*, Proc. Am. Acad., Vol. 40.
- Bridges, C. F., the origin of variation in sexual and sex-limited characters. Amer. Natur. 56, 1922.

- Burgeff, H. 1914/15. Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erbllichkeit bei *Phycomyces nintens*. Flora, Bd. 107/8.
- Burger, C. F. 1919. Sexuality in *Cuninghamella*, Bot. Gazett, Vol. 68.
- Bütschli, O. 1889. Protozoa in Braun, Ordnungen und Klassen des Tierreichs. Heidelberg.
- Correns, C. 1913. Geschlechterverteilung und Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen. Handwörterbuch der Naturws., Bd. 4. Hier weitere Literatur.
- Czurda, O. 1923. Referat im Arch. f. Prot., Bd. 46, S. 388.
- Goldschmidt, R. 1921. Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung, Bornträger. Berlin. Hier weitere Literatur.
- Hartmann, M. 1909. Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Arch. f. Prot., Bd. 14.
- Derselbe, 1918. Ergebnisse und Probleme der Befruchtungslehre im Lichte der Protistenforschung, Naturwissenschaften, Bd. 6.
- Derselbe, 1921. Die dauernd agame Zucht von *Eudorina elegans*. Experimentelle Beiträge zum Befruchtungs- und Todproblem., Arch. f. Prot., Bd. 43.
- Derselbe, 1922. Ueber den dauernden Ersatz der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch fortgesetzte Regeneration. Biol. Zentralblatt, Bd. 42.
- Hemleben, H. 1922. Ueber den Kopulationsakt und die Geschlechtsverhältnisse der Zygnemales, Bot. Arch., Bd. 2.
- Hertwig, G. 1921. Das Sexualitätsproblem. Biol. Zentralblatt, Bd. 41.
- Klebs, G. 1896. Ueber die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena.
- Kniep, H. 1919. Ueber morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung. Verhandlung der phys.-med. Gesellschaft. Würzburg.
- Oltmanns, F. 1904. Morphologie und Biologie der Algen, I. Aufl., Jena.
- Pringsheim, E. G. 1869. Ueber die Paarung von Schwärmsporen. Die morphologische Grundform der Zeugung im Pflanzenreiche. Monatsber. d. Akad. der Wiss., Berlin.
- Schaudinn, F., v. 1905. Die Befruchtung der Protozoen. Verhandl. d. dtsh. zool. Ges.
- Wettstein, F., v. 1920. Künstliche haploide Parthenogenese bei *Vaucheria* und die geschlechtliche Tendenz ihrer Keimzellen. Ber. d. dtsh. bot. Ges.
- Derselbe, 1923. Kreuzungsversuche mit multiplen Moosrassen. Vorl. Mitteilung. Biol. Zentralbl., Bd. 42.

### Erklärung der Textfiguren.

- Abb. 1. *Actinophrys sol.* Aufeinanderfolgende Stadien der autogamen Befruchtung von beendeter zweiter Reifeteilung an bis zur fertigen Zygote, an ein und demselben Gametenpaar im Leben beobachtet. Rechts weiblicher, links männlicher Gamet. Vergr. 320 fach, nach Bělař, 1921.
- Abb. 2. Schematische Darstellung der Geschlechtsverteilung bei reinen Haplonten und Diplonten. Die haploide Phase durch einfache, die diploide Phase durch doppelte Striche gekennzeichnet. R Stelle der Reduktionsteilung.
- Abb. 3. Schematische Darstellung des Generationswechsels und der Geschlechtsverteilung bei Diplohaplonten. Haploide Phase durch einfache, diploide Phase durch doppelte Striche gekennzeichnet. R Stelle der Reduktionsteilung.
- Abb. 4. *Actinophrys sol.* Zwölf aufeinanderfolgende Stadien der paedogamen Befruchtung nach gefärbten Präparaten: 1—3 Beginn der progamen Teilung, 3—6 Synapsis und Reduktionsteilung, 7—9 Interkinese und Aequationsteilung, 10 Kopulation, 11 Karyogamie, 12 Cyste. Vergr. 650 fach, nach Bělař, 1921.
- Abb. 5. *Spirogyra spveeiana.* Normale Kopulation. Es wechseln in dem Faden regelmäßig zwei männliche und zwei weibliche Zellen. Vergr. 120, nach Tröndle, 1907.
- Abb. 6. *Spirogyra spveeiana.* Zwei aneinanderstoßende weibliche Doppelzellen a u. b. Die eine Zelle a<sub>1</sub> hat nachträglich ihr Geschlecht geändert. Vergr. 120, nach Tröndle, 1907.
- Abb. 7. Schematische Darstellung einer mehrfachen (dreifachen) Kopulation einer diöischen *Spirogyra*-Art. Nach Hemleben, 1922.
- Abb. 8. Schematische Darstellung einer dreifachen Kopulation einer diöischen *Spirogyra*-Art, bei der der mittlere Faden A dem Faden B gegenüber männlich, dem Faden C gegenüber weiblich funktioniert.
- Abb. 9. *Pandorina morum.* 8 Gametenpaare in Kopulation, der Größe nach geordnet, nach Pringsheim, 1869. Aus den Originalfiguren herausgezeichnet und der Größe nach geordnet.
- Abb. 10. *Actinophrys sol.* Unvollkommene Geschlechtsdifferenzierung, Pseudopodiumbildung beim weiblichen Gameten und Parthenogenese. Vergr. 425 fach, nach Bělař, 1922.

# Jak působí vodíkové ionty na některé nižší rostliny.

(Příspěvek k experimentální ekologii sladkovodních řas.)

## Ueber den Einfluß der Wasserstoffionen auf einige niedere Pflanzen.

(Ein Beitrag zur experimentellen Oekologie der Süßwasseralgen.)

**Dr. Vladimír Ůlehla,**

profesor fysiologie rostlinné na Masarykově universitě v Brně.

### I. Úvod.

Biologové všech odvětví, teoretikové i praktické, zkoumají stále úsilovněji, jak a v čem působí vodíkové ionty na úkony životní. Byli to na počátku našeho století hlavně SPIRO, HENDERSON, SÖRENSEN, LOEB, MICHAELIS a CLARCK, kteří postřehli i formulovali problém, vypracovali metody a získali roje spolupracovníků.<sup>1)</sup> Všeobecné poznatky, k nimž badání dospělo, můžeme shrnouti asi takto: tak jako živé bytosti potřebují ke svému životu určité teploty, určitého světla (ne všechny), určitého množství a jakosti solí, kyslíku a jiných podobných podmínek, tak se také zdá, že je všem živým bytostem nezbytno, aby tekuté prostředí, v němž žijí, bylo zcela určitě kyselé nebo zásadité. Jinými slovy: organismy potřebují k životu určité koncentrace vodíkových iontů. Tím je již vyslovena fysiologická zásada, že vodíkový a hydroxylový iont nelze nahraditi ionty jinými. Ionty, zvláště kationty, mohou jen posunouti optimální koncentraci  $H^+$ . Také různé úkony nebo různá stadia životní mohou požadovati různé  $[H^+] =$  koncentrace vodíkových iontů. Celkové však meze koncentrační, v nichž se určitému organismu dobře daří, jsou pro druh či rod specifické a z pravidla velmi úzké, užší než obdobné meze pro soli, plyny atd.

<sup>1)</sup> Literaturu viz hlavně: CLARCK 1922, MICHAELIS 1922, ARRHENIUS 1922, HÖBER 1923, SCHADE 1923, HENDERSON 1913, 1915. Zde je sneseno materiálu z více než 3000 pojednání o této otázce.

Z toho plyne, že vodíkový iont je pro živé bytosti mezným činitelem, jehož kolísání bylo by prospěšno čeliti. Tak jako tedy čelí rostliny ku př. kolísajícímu množství vody tím, že regulují prospěšně příjem i výdaj, po případě si zařizují nádržky a pod., tak se naskytá experimentálnímu ekologovi rostlinnému otázka, na kolik se rostliny přizpůsobují vodíkovému iontu a jeho kolísajícímu množství. Otázka ta je tím zajímavější, že rostliny nemají vnitřního prostředí regulačního jako zvířata. Studium vyšších živočichů se totiž shledalo, že se tyto bytosti osamostatňují i pohybují proti změnám koncentrace vodíkových iontů tím, že ve své krvi a lymfě pořídily si vlastní, neodvislé vnitřní prostředí o stálé  $[H^+]$ . Hlavními činiteli, kteří v krvi udržují vždy tutéž koncentraci vodíkových iontů a kteří i při dalekosáhlém zásahu z vnějška poruchu rychle vyrovnají, jsou uhličitany s kyslíčnickem uhličitým, pak bílkoviny, soli organických kyselin a pod.<sup>2)</sup>

Krevní tekutina se chová tedy tak jako soli slabých kyselin, mísí-li se ve vodném roztoku se silnými kyselinami nebo louhy. Takové směsi vyznačují se totiž vesměs tím, že se v nich, řekneme, ustojí určitá koncentrace vodíkových iontů a ta že se téměř nemění, přidáváme-li k roztoku novou kyselinu či louh. Roztok vzdoruje každému takovému „narázu“ z venčí tak dlouho, pokud rezervy soli se nespotřebují k „neutralisování“. SÖRENSEN ho proto nazval tamponem, MICHAELIS nárazníkem.<sup>3)</sup> Navrhuji tuto vlastnost nazvat česky **ústojčivostí**. Roztok, který si  $[H^+]$  udržuje, je ústojčivý, roztok pro určitou  $[H^+]$  připravený je „ústojný“ při této koncentraci. Jakýkoliv ústojčivý roztok možno nazvat prostě „ústojem.“

Nuže, lidská krev je ústojem. Koncentrace vodíkových iontů v krvi obnáší dle MICHAELISE a jeho spolupracovníků<sup>4)</sup>  $0,29 \times 10^{-7}$  normální při 18° C. Vyjádříme-li toto „vodíkové číslo“<sup>5)</sup> záporným logaritmem, t. j. logaritmem zlomku  $\frac{1}{[H^+]}$ , jak to poprvé učinil SÖRENSEN 1909 a označíme-li s tímto badatelem

<sup>2)</sup> Viz o tom ku př. SCHADE 1923, l. c. Str. 156 a násl. Fysiologický význam ústojie uhličitán — kyslíčnick uhličitý ocenil zvláště jasně HENDERSON 1915, l. c. Str. 77 a násl.

<sup>3)</sup> Bližší i o dějinách tohoto pojmu viz CLARCK 1922, l. c. Str. 39.

<sup>4)</sup> MICHAELIS a DAVIDOFF 1912, HASSELBACH 1913, citováno ze SCHADE 1923, l. c. Str. 158—9.

<sup>5)</sup> Pojem zavedl MICHAELIS 1914 v prvním vydání knihy „Die Wasserstoffionenkonzentration“.

onen logarithmický exponent symbolem pH, bude pH lidské krve rovno 7,56, je tedy posunuto nepatrně k alkalické straně.<sup>6)</sup> V normální krvi kolísá pH mezi 7,51—7,61, při těžkých poruchách látkových klesá až na 7,12,<sup>7)</sup> neklesne však za živa pod neutrální bod. Shledá-li se někde lokálně v chorém těle, ku př. ve hnisu vředovém<sup>8)</sup> pH 6,0, znamená to také smrt a rozpad tkáně, nekrosu. Uvážíme-li, že kyslíčník uhličitý může v destilované vodě snížit pH až na 5,4, vidíme, že tělo lidské i tělo příbuzných organismů by bylo vystaveno neustálému nebezpečí smrti, kdyby nemělo v krvi své vlastního ústoje a kdyby odviselo přímo od pH vnějšího prostředí, t. j. vody.

Vraťme se nyní k rostlinám. Ústoje lidské krvi podobného očividně nemají a vodou jsou obklopeny. Mořské i sladkovodní po celém povrchu, suchozemské na kořenech. Když poslední pomíneme<sup>9)</sup>, třeba všimnouti si odděleně poměrů v moři i ve vodách sladkých.

Co se moře týče, ukázal poprvé z exaktních měření PALITZSCH 1911, že také mořská voda je ústojuhá, ústoj pak že v první řadě obstarávají uhličitany s kyslíčnickem uhličitým. Ve měřeních PALITZSCHových, která provedl kolem pevnin evropských, kolísalo pH mořské vody mezi 7,9—8,1.<sup>10)</sup> MICHAELIS 1922 udává pro Severní moře  $\text{pH} = 7,93$ .<sup>11)</sup> Měřil jsem<sup>12)</sup> v létě 1922 pH v zátocě u ekologické stanice Dr. LUNDEGARDHA na ostrově Väderö ve Švédsku. V mých měřeních, která jsem konal dvakrát denně přes měsíc, kolísalo pH mezi 7,35—7,50; obdržel jsem tedy čísla nižší než uvedení autoři. To proto, že jsem měřil schválně vodu pobřežní, která se nevyměňuje, je bohatá na hnilobné látky kyselé (organické kyseliny, sirovodík, kyslíčník uhličitý) a bylo by tu lze očekávat, že pH nejvíce kolísá.

<sup>6)</sup> Neutrální bod leží při  $\text{pH} = 7,07$ . Reakci krve i moči z hlediska ústojivosti zabývali se nejdříve BUGARSZKY 1897, 1898, SPIRO 1898, zvláště pak HENDERSON 1908.

<sup>7)</sup> Při coma diabeticum; viz SCHADE 1923, I. c. Str. 159.

<sup>8)</sup> Viz SCHADE 1923, I. c., str. 104. — O patologických poruchách lidského těla v tomto směru viz JOËL 1923, I. c. Str. 84 a násl.

<sup>9)</sup> Výzkum půdy po této stránce bude třeba značně rozšířit na výzkum celulárních pochodů v kořenech. Viz o této důležité odnoži pH badání ku př. ARRHENIUS 1922, CHRISTENSEN 1923.

<sup>10)</sup> PALITZSCH 1911, I. c. Str. 93 a násl.

<sup>11)</sup> MICHAELIS 1922, I. c. Str. 504.

<sup>12)</sup> Dosud nepublikováno.

Všechno trojí měření ukazuje jasně, že mořská voda je ústojná takřka v těch mezích jako lidská krev! Není jisté náhodné, že se dvě tekutiny, které tolik znamenají pro život na zeměkouli, shodují v této vlastnosti.<sup>13)</sup> Ústojčivost mořské vody není sice tak dokonalá jako ústojčivost krve, jsou to v moři jen uhličitany, které, když přibývá  $\text{CO}_2$ , a pH by klesalo, přecházejí z části v dvojuhličitany, hydrolysuji se a svými  $\text{OH}^-$  ionty pH zase zvyšují, ale tento ústoj stačí, aby za normálních okolností udržel mořskou vodu v mezích života potřebných. A tak nalézají rostliny v moři bez práce to, co si vyšší živočichové porizují s velkým vynaložením energie: ochranu před kolísáním  $[\text{H}^+]$ . Proto u nich není zapotřebí zvláštního zařízení. Jsou přizpůsobeny cele svému okolí. Optimum životních úkonů leží při tom pH, které je dáno.<sup>14)</sup>

Jak jest tomu však ve vodách sladkých? Ti, kdo pokusně studují ekologické vztahy sladkovodních řas, narážejí na potíže takřka nepřekonatelné. Nevznikají tyto potíže proto, že se při studiu vnějších činitelů dosud málo dbalo „reakce“ vody?<sup>15)</sup>

Od pokusů KLEBSových 1896 je jisto, že právě nižší rostliny sladkovodní závisí ve svých úkonech nápadně na vnějších podmínkách, ba že tyto silně pozměňují tvar i vývoj oněch bytostí. Avšak to, co fysiolog nazývá vnější podmínkou, je obyčejně složeno z mnoha činitelů fyzikálně-chemických a tyto vychytiti podařilo se velmi zřídka. Takové komplexy podmínkové jsou ku př. množství i jakost solných směsí se složitými vztahy adsorptivními, antagonistními atd., pak to, zda voda proudí či stojí, jak silná jest vrstva její a jaké osvětlení atd. Tense kyslíku a kyslíčniku uhličitého, výhřevnost, lom světla a průsvitnost, s tím spojené dispoice tropistické atd., to všechno a mnoho jiného slévá se v celek takřka neluštitelný. Proto víme, že se řasy vyskytují tam, kde se jim daří a že vypadají podle toho,

<sup>13)</sup> Viz HENDERSON 1915 l. c. Str. 87 a další, pak HOEBER 1923, l. c. Str. 151 a násl., rovněž HOEBER, 1914 l. c. Str. 521 a násl.

<sup>14)</sup> Viz, co pravím níže o optimu dýchání i assimilace mořské Cladophory.

<sup>15)</sup> Již v roce 1913 všiml jsem si této otázky, ale mé první pokusy byly na dlouho přerušeny válkou. Otázka zaujala mne, když jsem viděl, že při přípravě Knoppova roztoku třeba mnohem pečlivěji dbáti toho, kolik „kapek“  $\text{FeCl}_3$  přidáme, než kolik solí. Rovněž pokusy Szűczovy 1912 o vlivu  $\text{AlCl}_3$  na viscositu plasmu mne upoutaly. V obou případech jde o soli hydrolysujiící a uvolňující  $\text{H}^+$  ionty.



jak se jim daří, ale nevíme, kdy a kde se jim daří. Pomysleme jen na to, jak úzce se některé řasy specialisují na určité období roční. Ale jak v nějaké studánce se táž řasa nestará vůbec o kalendární změny. Jak některé planktonické řasy pohlédají hladinu „vodním květem“ takřka přes noc a ve chvílce zase hromadně hynou, otravující vodu, kterou byly dříve kyslíkem přesytily. Jak se chomáče zelené řasy vláknité náhle rozpadnou v hromádku detritu a spících spor, zatím co jiná řasa v téže době procitne, ze spor vyklíčí a tuň přebují. A ničeho zpravidla nelze zjistiti co by se s takovou ontologickou revolucí měnilo venku úměrně i souběžně! Leč není správně mluvit o revoluci. Třebas neumíme vysvětliti, cítíme, že jde o zjevy zákonné a všeobecné a pochybujeme o tom, že by rozhodujícím činitelem bylo v každém případě něco jiného. Tak shledává BENECKE 1908, že *Spirogyra* kopuluje tehdy, když se jí nedostává dusíkatých látek. Avšak já jsem ji našel letos (viz níže) kopulující v drenážní vodě, která je navštěvována hejnem rybníčních ptáků a hojně jimi hnojena. A přece je spolehlivé pozorování nás obou. Je jen otázka, není-li zde jakýsi společný činitel, který jednou souvisel s „dusíkatými“ látkami (fosfáty,  $\text{NH}_4$ -iont), zatím co podruhé jej vyvolává chemismus jiný. Z toho, co jsme řekli svrchu, je více než pravděpodobno, že tímto faktorem je pH sladkých vod. Naše otázka pak zní: jaký vztah platí a existuje vůbec nějaký vztah mezi tvarem, úkonem, vývojem i výskytem sladkovodních rostlin na straně jedné a mezi pH na straně druhé? Mé pokusy, které od roku 1920 konám a které se snaží tuto otázku zodpovědět, nejsou dosud skončeny. Podrobnou zprávu o výsledcích i o metodice své práce podám jinde. Zde uvádím jen tři ukázky, z nichž lze otázku nahozenou zodpovědět.

## II.

A. Sledoval jsem ústojnost sladkých vod a srovnával ji s vegetací řas i jiných nižších rostlin. Ústoj těch vod, které jsem zkoušel, tvořily uhličitany ( $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{Mg}^{++}$ ,  $\text{Fe}^{+++}$ ) s kyslíčnickem uhličitým, pak sírovodík,  $\text{Fe}^{+++}$ -iont v různé vazbě a z části kolloidální součástky. Proudící vody jsou mnohem ústojnější než stojaté, což je pochopitelné. Jsou stejně teplé a obsahují stejně mnoho uhličitánů i kyslíčnicku uhličitého ve dne i v noci. Ve stojatých vodách poměry v noci jsou často zcela jiné než za dne. Výjimku tvoří vody v bezprostředním okolí vápence, u hrází vápenných

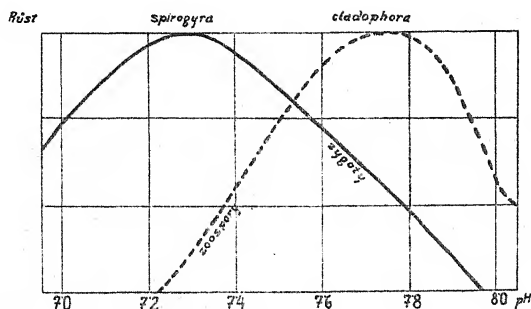
a pod.<sup>16)</sup> Zde se rovněž udržuje ve dne i v noci takřka totéž pH, jako v moři. V celku vykazují normální sladké vody totéž či podobné pH jako voda mořská. Jenže toto pH často kolísá. V noci klesá, za slunných odpolední silně stoupá. Na místech, kde se provaluje z hnijícího bahna  $H_2S$ , klesá skokem, dokud se plyn nezoxidyje nebo  $Fe^{+++}$ -iontem neváže. Sladké vody nejsou tedy rovnoměrně ústojčivé. A právě s těmito výkyvy souvisí velmi těsně, které řasy vodu obývají, jak se jim daří a v jakém vývojovém stadiu se nalézají. K soustavnému záznamu vybral jsem si letos v létě na lednických rybnících a v jejich okolí dvě řasy, s nimiž již dříve jsem se v tomto směru zabýval: *Cladophora* a *Spirogyra*.

*Cladophora* vyhledává vody dobře ústojčivé, o vysokém pH. Chybi nebo je v úpadku všude, kde pH klesá pod 7,3. Spodní mez je asi 7,2. (Viz níže.) V proudících vodách o pH 7,45–7,40 daří se jí dobře. Ve stojaté vodě o tomže pH denním rychle hyne. Proto, že taková voda v noci pH sníží až na pH 7,3. Proto ji ve stojatých vodách nalézáme v pH podstatně vyšších ve floru a to kolem 7,7–7,8. Ve stojatých vodách vyskytuje se ještě na výslunných místech, kde pH vody po poledni dosahuje 8,0–8,1.

Zde však již buňky nerostou, chlorofyll bledne. — Vegetativní meze pro *Cladophoru* jsou tedy asi 7,4–8,0. Optimum vegetativního růstu leží asi při 7,78.

Obdobné meze vyšetřil jsem pro *Spirogyru* na lednických rybnících. Graf č. 1. ilustruje, jak souvisí spolu vývojový stav obou řas a pH v jejich okolí. Z nákresu plyne, že se oběma řasám podle sebe dařiti nemůže. Nalezneme-li je kde současně na tomže stanovisku, je jedna z nich v úpadku, ústoj vody se posunuje ve prospěch druhé. O tom jsem se zvláště letos na led-

<sup>16)</sup> Uvádím některé příklady: pH vodovodové vody v Brně kolísalo od března do července 1923 mezi 7,35 a 7,45. Rovněž tak v ručejí ústícím z jihu do vrchního rybníka Lednického, pH v srpnu a v září 1923 bylo konstantní: 7,40. Dostí stálý byl též povrch vody ve středu rybníka, u něhož leží biologická stanice vysokých škol Brněnských v Lednici. pH zde kolísalo v srpnu a v září 1923 mezi 7,59 a 7,64. Za to stojatá voda na splávku téhož rybníka měnila pH mezi 7,64 až 8,1. Okřehková tůňka v lese jižně od biologické stanice vykazovala pH 7,00–7,15, jiná podobná tůňka na slunci pH 7,60–7,85. Zde však nerostl okřehek!



Ob. č. 1.

Záznam LVIII—XXVI. Lednice, srpen-září 1923.

*Cladophora*, *Spirogyra* — optimální křivky dle výskytu v rybnících u biologické stanice vysokých škol Brněnských v Lednici, Morava.

Na abscisse vodíková koncentrace, na ordinátě celkový stav řasy, odhadnutý dle vzhledu i růstu buněk, z vývojového stadia a ze vzhledu porostu.

nických rybnících mnohokrátě přesvědčil. Výjimkou je *Cladophora*, chovající psichohormie, o nichž promluví sub C.

*Cladophoru* z proudivé vody snadno jsem uchoval ve vodě stojaté (akváriích a pod.), když jsem do ní vložil kus vápence a zabránil tak, aby pH neklesalo v noci pod 7,4.

Z tohoto příkladu vidíme, jak slibné je dbání pH vod při studiích ekologických. Právě-li CLARCK,<sup>17)</sup> „že v některých oborech badání pH stává se tak obecným jako C<sup>04</sup>“, mělo by to platiti též pro ekologii sladkovodních rostlin.<sup>17a)</sup>

B. Hledal jsem, proč jsou rostlinné buňky citlivé na vodíkový iont a jeho kolísání. Vhodný předmět jsem našel v houbě *Basidiobolus ranarum*, jejíž velikou citlivost jsem objevil. Zkoumal jsem proto společně s dr. MORÁVKEM tuto houbu.<sup>18)</sup> Na venek se jeví citlivost v tom, že vrcholové buňky praskají na špičce a vylévají živý obsah, jakmile je vneseme do kyselého roztoku. Buňky v kyselině přímo vybuchují, výbuchy odehrávají se ve zlomech vteřiny; jsou tak náhlé, že i mikrokinematograficky nebylo lze zachytiti mezistadii.<sup>19)</sup> Za to jsme našli směsi, v nichž

<sup>17)</sup> CLARCK 1922, I. c. Str. 13.

<sup>17a)</sup> Viz obdobná pozorování zoologická, ku př. LABBÉ 1923.

<sup>18)</sup> ÚLEHLA a MORÁVEK 1921, 1922.

<sup>19)</sup> Filmové snímky praskajícího *Basidiobola* prováděl dr. MORÁVEK u Dr. H. SIEDENTOPFA v Zeissových závodech v Jeně koncem r. 1921.

se jednak plasma z prasklých buněk dlouho (i 20'') vylévala, jednak praskaly buňky teprve chvíli (až do 40'') po té, co byly vneseny do kyseliny. To obojí umožňovalo nám studovati zjev blíže. Předně jsme stanovili meze praskání. Svrchní meze byly velmi různé dle aniontů, ale byly. Pro HCl leží ku př. horní mez asi okolo 0,4 normální kyseliny. V kyselině koncentrovanější hynou buňky ihned, ale nepraskají. Spodní mez je pro většinu zkoušených kyselin takřka táž. Buňky přestávají praskati v  $2 \times 10^{-5}$  n HCl,  $1 \times 10^{-5}$  n  $H_3PO_4$  a podobně.<sup>20)</sup> Škodlivý vliv  $H^+$ -iontů neustává však s praskáním. Dr. MORÁVEK zjistil v temném poli (dosud nepublikováno), že roztoky  $1-5 \times 10^{-6}$  n HCl, jejichž pH blížilo se tedy 6,0, vyvolávaly již po 2—3 minutách degeneraci a smrt. Našli jsme také kultury, které byly tak citlivé, že jejich buňky praskaly, když jsme je vnesli do vody, do níž jsme několikrát nafoukali vzduchu z plic.

Způsob reakce, její podmínky, meze i rychlost nasvědčují jasně, že jde o jev adsorpční. Osmotický tlak jako činitel účastní se jen natolik, že vakuola skýtá vnitřní odpor proti tlaku zvenčí a žene tak rovněž plasmu do špice. Totéž děje se i v roztocích hypertonických, ve směsích kyseliny a soli. Vodíkový iont působí dříve, než se může osmotická účinnost přidané soli projevit. Jev nelze tedy srovnávati s výbuchy buněk, rostoucích na koncentrovaných roztocích a přenesených ku př. do destilované vody. U *Basidiobola* nevybuchne vakuola resp. protoplast osmoticky se náhle rozpínající, nýbrž výbuch směřuje dovnitř a je to blána buněčná, která náhle se dovnitř rozšiřuje a protoplast na místě nejmenšího odporu vynáčkne. Blána pak náhle stěsná protoplast proto, že se na ní adsorbují vodíkové ionty. Tím se mění okamžitě disperze a hydratace kolloidů blánu skládajících, s nimi pak současně pružnost blány atd. Blány *Basidiobola* jsou příliš úzké. Nelze dobře rozpoznati, zda celá blána bubří nebo se sevrkává. Je také možno, že se jednotlivé vrstvy chovají různě. Víme z HANSTEEN-CRANNER-ových (1921) pokusů, jak složitou soustavou je blána! Jisto však je, že se mechanická (elastická) rovnováha v bláně poruší tak, že se tlak její na protoplast náhle sesílí. Blána po adsorpci působí na protoplast asi tak jako vysychající kolloidový prstenec na špičku prstu. Za určitých

<sup>20)</sup> Tyto koncentrace jsou také isoelektrickými body pro gelatinu kasein a podobné dusíkaté látky živočišné. Viz SCHADE 1923, l. c. Str. 43.

okolností možno tlak kyselinou vyvolaný přímo sledovati. Vidí se, jak působí na plasmu a vakuolu.

Tlačíme-li totiž na *Basidiobola* přímo, resp. na krycí sklíčko, jehlou, objeví se v buňkách ihned četné vakuoly místo jedné, basální. Zrovna tak rozpadá se před prasknutím v kyselině basální vakuola v řadu menších, které se prodírají plasmou ke špici. Blána tedy tlačí nejdříve na basi; zde je nejstarší a nejsnáze pozbude pružnosti. Že se velká vakuola rozpadá v řadu menších při tlaku z venčí, je pochopitelné fyzikálně i ekologicky. Zajímavé však je, že jsme, já při velmi slabých mechanických tlacích a dr. Morávek v kyselinách velmi zředěných ( $\text{pH}=6,0$ ) v ultramikroskopu, pozorovali, jak se celá plazma vakuolizuje a to tak, že se vakuolky tvoří z pevných zrníček (volutinových?), v plasmě uložených. Reakce je velmi rychlá, ne však překotná, lze ji sledovati. Máme za to, že je zapotřebí, aby biochemikové věnovali více pozornosti podobným zjevům v žijící buňce. Tlak zdá se mi kromě adsorpce býti jednou z hlavních podmínek, která při chemické reakci v buňce narážuje vysokou teplotu procesu *in vitro*.

V našem případě ukazuje tato vakuolisace, jak hluboce do látkového dění zasahuje mechanický tlak a tudíž i vodíkové ionty, které ho v nepatrné koncentraci vyvolávají.

Roku 1921 upozornil mne ústně pan prof. B. NĚMEC, že také buňky řasy *Cladophory* praskají v kyselém prostředí. Brzy na to vyšlo o tomto jevu sdělení LAPIQUE-ovo 1921. LAPIQUE našel spodní mez při  $10^{-3} \text{ n H Cl}$ . Bliže se jevem nezabýval. Přezkoumal jsem tento fakt a mohl jsem zde pozorovati leccos přímo, nač jsem u *Basidiobola* soudil jen z účinků. V kyselině praskají všechny buňky *Cladophory*. Vrcholové buňky vybuchují na špici a vylévají svůj obsah ven, tak jako *Basidiobolus*, buňky vnitřní pak chovají se různě. Ty, které pučí, vybuchují na pučící špici. Ostatní protoplasty vylévají se buď protřezenou přehrádkou do sousední buňky apikální, nebo se rozlévají mezi vrstvy vlastní blány, nebo konečně, což je zvláště důležité, vylévají se do vlastní vakuoly! V těchto případech pak protoplast vypadá, jakoby se silně kontrahoval. Blány se však chovají ve všech buňkách stejně: velmi rychle a silně bubří.<sup>20a)</sup> Jenže neububří všechny vrstvy. Střední, zdá se, že se sevrkávají.

<sup>20a)</sup> Snad jsou obdobné zjevy, které pozoroval WALTER 1923 na blanách *Bangiaceí*. Práce došla za korektury tohoto sdělení.

Tak vzniká napjetí, jednotlivé vrstvy střední jsou tímto nápořem přímo zprohybány, odtrženy a vraženy hluboko do nitra buněného. Zde je tedy přímo vidět, že je protoplast z venčí náhle stlačen. Pokud vakuola tomuto tlaku dovede čelit, prolomí protoplast špičce nebo vyleje se do mezer mezi blánu. Povolí-li vakuola, vyleje se protoplast do ní. Až do  $5 \times 10^{-2}$  n H Cl probíhá celý jev okamžitě. V  $1 \times 10^{-2}$  n trvá výtok již několik vteřin, v  $10^{-3}$  n je již pozvolný a v  $2 \times 10^{-4}$  n H Cl v mých pokusech praskání ustávalo. Nelze se ubránit dojmu, že je zde realizován stroj, v němž nepatrný zásah vybavuje obrovské množství mechanické energie. Kdož ví, nemohl-li by se stát tento způsob vodítkem pro konstrukci strojovou. Z hlediska ekologického pak dlužno říci, že je buňka Cladophory tímto zásahem zničena dříve, než může jakýkoliv regulační odboj býti zosnován. Buňka není na takový zásah nijak připravena.<sup>21)</sup> Proto ji poškozuje irreversibilně H-iont ještě v koncentracích značně nižších, nežli je mez praskání. Ve vodě, syčené kyslíkem uhlíčitým, jejíž pH bylo 6,2, odumřela všechna vlákna Cladophory asi v 10 minutách. A tak, ačkoliv v těchto nízkých koncentracích ustává bouřlivý účinek, lze kontrolou (plasmolysou) zjistit, že vlastní meze leží těsně nad pH 7,0. Pokus se zde blíží pozorování v přírodě, které jsem uvedl sub A. Nepřekvapí nás nyní, když i v koncentracích nad pH 7,0 Cladophora svým růstovým tempem bude na jednotlivá zakolísání pH jemně reagovat. Jakmile se totiž jen nepatrně změní kolloidy blánu skládající (jejich disperse, hydratace), změní se pravděpodobně též prostupnost blány. Tím se zase mocně zasáhne do látkové obměny, do výživy buněčné. A co se růstu týče, ukázal MAC DOUGAL 1922, že těsně souvisí s hydratací, ať už v plasmě či v rostoucí bláně. Klesne-li či stoupne-li hydratace, tempo růstové se tím vždy mění. Je jen otázka, jakým směrem. Při těchto složitých, protože znenáhlejších změnách může se již patrně uplatnit regulační činnost protoplastu. Proto, jako všude, kde očitáme se v mezích života, z jednoduchého fyzikálně-chemického jevu stává se složitější jev fyziologický. Jisto je, že u pH

<sup>21)</sup> Není nezajímavé, že podobný zjev pozoroval HAMBURGER 1904 na buňkách živočišných. „Hamburger dal působiti na parenchymové buňky seru, k němuž přidal jen nepatrné stopy nějaké kyseliny, po případě jen CO<sub>2</sub>. Buňky bubřily, jak se dalo zřetelně zjistiti na odstředěné ssedlině a bubření to bylo nezávislé na osmotickém tlaku.“ HAMBURGER 1902—4, III., l. c. Str. 550—554. Citováno dle SCHADE 1923, l. c. Str. 92.

7,2 růst *Cladophory* i *Basidiobola* se zvolna zastavuje. Současně pak *Cladophora* při této koncentraci vytváří zoospory (viz předechozí graf), zatím co *Basidiobolus* kopuluje nebo přechází ve zvláštní lahvicovité akinety. Oba zjevy patrně spolu souvisí. Látkové obměny, vedoucí za obvyklých poměrů k růstu vegetativnímu, svádějí se na jiné dráhy. Organismus se rozmnožuje. Ekologicky chápeme, že se řasa takto zachraňuje z místa, kde existence její je ohrožena a *Basidiobolus* uchyluje se do nečinného, chráněného stavu: oba organismy přizpůsobily se na kolísání pH svým rozmnožováním.

Ale fyzikálně-chemicky lze těžko zjistiti, zda růst ustává při pH prostě proto, že je tlak blány již příliš veliký či zda zde neleží isoelektrický bod kolloidů blánu skládajících. Také jiné možnosti výkladu by se skýtaly. Ponechávám otázku dosud neřešenou.

Rovněž tak nemohu dosud říci nic určitého o těch organismech, které obývají vody kyselé, zvláště rašeliniště. Sem patří ku př. většina *Desmidiacei*. Poukazuji prozatím jen na výsledky, které sdělil MONTFORT 1921 a zvláště MEVIUS 1921. Tento autor posléze jmenovaný shledal, že *Sphagnum* a jiným t. zv. „vápnu nepřátelským“ rostlinám neškodí  $\text{Ca}^{++}$ -iont, nýbrž  $\text{OH}^{-}$ -ionty, které při hydrolyse uhličitanu a dvojuhličitanu vápenatého vznikají.<sup>22)</sup>

Elektrochemické vlastnosti těchto organismů budou patrně opačné než vlastnosti *Cladophory* a *Basidiobola*.

Na přechodu pak mezi oběma skupinami organismů „acidofobních“ (*Cladophora*, *Basidiobolus*) a „alkalifobních“ (*Sphagnum*, *Desmidiaceae*), jak bych je nazval, nalézá se asi *Spirogyra*. (Viz graf v odstavci A.) Na stanovišti v kultuře roste bujně při pH 7,2—7,4. Ve vodách o vyšším pH buď jsem ji nalezl kopulující, nebo se držela těsně u dna, kde z hničícího bahna uniká sírovodík a vodu lokálně okyseloval, zvláště v noci. Nad pH 7,6 nenalezl jsem buňky v dělení! Zase tedy ustává růst a nastupuje rozmnožování současně. U *Cladophory* vyvolává však tento obrát snížení pH, u *Spirogyry* zvýšení! To je principiální rozdíl. Rozdílné jsou také blány obou řas, chemicky i fyzikálně-chemicky. Blány *Spirogyry* jsou pektinové,

<sup>22)</sup> „Také já jsem dospěl k přesvědčení, že  $\text{CaCO}_3$  poškozuje a usmrcuje rašelínku jen pro svou alkalickou reakci, neděje se to však proto, že by se neutralisovala „volná kyselina“, nýbrž jest to docela specifickým účinkem  $\text{OH}^{-}$ -iontů“. MEVIUS 1921, l. c. Str. 180.

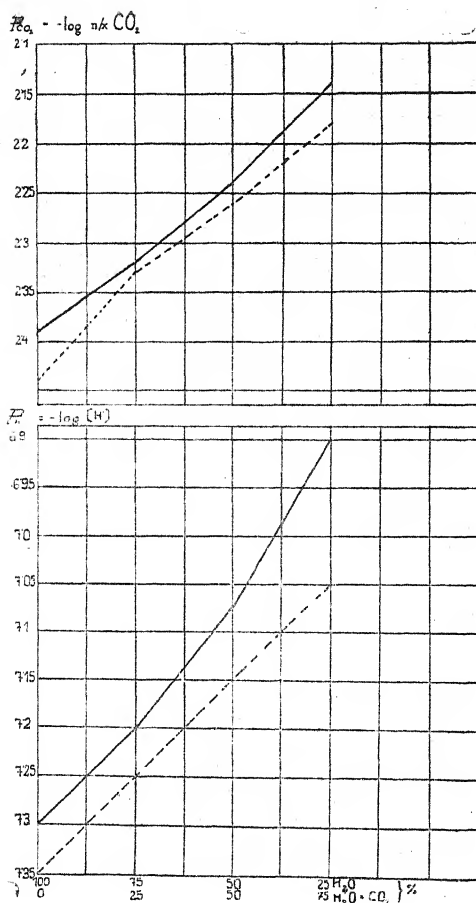
blány *Cladophory* celulosní. *Spirogyra* v kyselině nepraská; blány její se silně sůží. Za to bubří ihned v louhu, kde blány *Cladophory* se ůží. Všechny tyto jevy souvisí očividně. Musím je však ještě dále zkoumati.

Prozatím odpovídám na nahozenou otázku asi tolik: Citlivost sladkovodních rostlin na různé pH spočívá v tom, že jejich blány představují různé elektrokolloidální systémy, které jsou ze své rovnováhy snadno vysunuty. Každý výsuv působí pak na protoplast. Jednak mění jeho obměnu látkovou, jednak růstové tempo jeho. Překročí-li se reversibilní meze, ničí se protoplast mechanickým tlakem blány. Blíží-li se blána k těmto mezím, vegetativní růst se zastavuje a tvoří se rozmnožovací orgány. Souhrou všech těchto processů určuje se výskyt nižších rostlin ve sladkých vodách. Naopak lze použítí jednotlivých typů rostlinných jako indikátoru na pH vody a jeho kolísání.

C. Zajímalo mne dále, nemají-li nižší rostliny sladkých vod ochranných zařízení, jimiž by si pH v určitých mezích regulovaly. Nejsou-li samy ústojivé. Zdálo se mi, že by si mohly zelené řasy pH ustávat, kdyby assimilovaly a dýchaly úměrně k pH. Nedávno sdělil LAPIQUE 1923, že našel optimum assimilace i dýchání mořských řas při pH blízkém neutrálnímu bodu. Studoval jsem nezávisle na tomto autorovi tutéž otázku v létě 1922 na ekologické stanici Väderö. Bral jsem na pokusy mořskou *Cladophoru* a *Enteromorphu*. Shledal jsem, že obě činnosti, assimilace i dýchání, s klesajícím pH rychle se snižují a utuchají při pH 6,8–6,7. To ovšem nelze považovati za regulaci, neboť ve tmě nepřibývá sice nového  $\text{CO}_2$  dýcháním, ale ve světle ho také neubývá assimilací; řasa zkrátka vodu  $\text{CO}_2$ -sycenou nemění, hyne v ní. To souhlasí s tím, co jsme uvedli v odstavci B. Mořské řasy tedy pH nikdy neregulovaly.

Totéž zjistil jsem koncem téhož roku v Brně na sladkovodním *Oedogoniu*. Byl jsem proto nemálo překvapen, když jsem letos z jara vzal na pokusy jiné *Oedogonium* sp., které rostlo bujně v bassínech městského sadu na Špilberku v Brně a stejně dobře pak v mých akváriích v proudící vodě vodovodové (pH kolem 7,4).





Ob. č. 2.

Pokus FI Brno, 20./V. 1923.

## Oedogonium s psichohormiemi — assimilace.

Na abscise v obou nákresech 4 nádoby s vodou (à 1 l) o stoupajícím množství kyslíčniku uhličitého. Na ordinatě: ve spodním nákrese pH, v horním nákrese  $p_{CO_2} = \log \frac{1}{[CO_2]}$  těchto vod, a to: plná čára = před stykem s řasou, trhaná čára = potom, když do vod vneseno 10 g živé váhy řasy a ponecháno v nich půl hodiny na světle. — Vidno, že na světle ubylo ve vodách jak kyslíčniku uhličitého, tak i vodíkových iontů. — Koncentrace titrované kyseliny uhličitě vyjádřena proto záporným logaritmem, aby hodnoty byly konformní s pH.

Tato řasa snášela totiž velmi dobře i prudké okyselení vody a assimilovala živě ve vodě  $\text{CO}_2$ -sycené, jejíž pH rovnalo se 5,4!

Jak se při assimilaci  $\text{CO}_2$  spotřebovávalo, stoupalo také pH ve vodě. Výsledek byl dobře měřitelný po půl hodině. To se vidí na grafu č. 2 v obou dílech. Když jsem rozptýlil 10 g živé váhy řasy do 1 l vodovodové vody, kterou jsem nasýtil pH až k 6,5 a ponechal nádobu na světle 24 hodin, stouplo pH až na 7,30, t. j. téměř k původnímu stavu vodovodové vody!

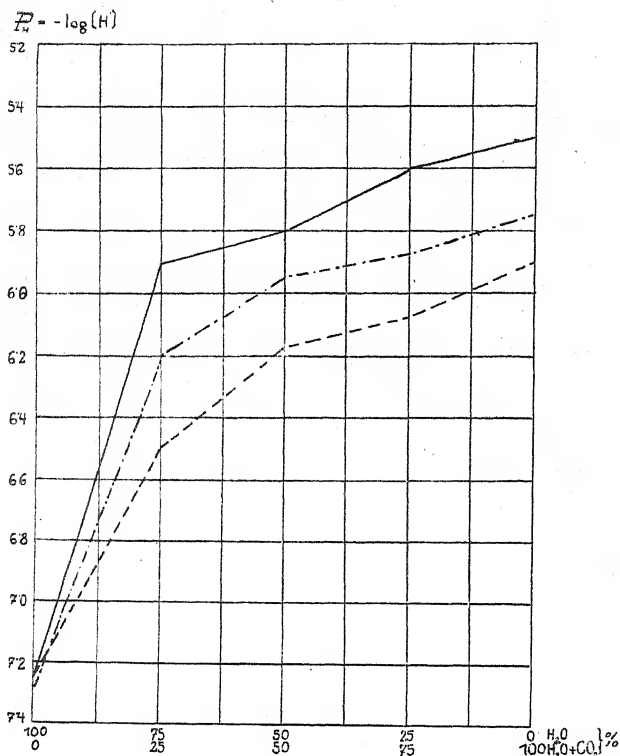
Co snášelo *Oedogonium*, nesnášela *Cladophora*, jejíž vlákna byla tu a tam do chomáčů *Oedogonia* přimísena. Buňky této řasy praskaly ve směsích silně kyselých a odumíraly ve všech směsích, kyselejších než 6,5, během půlhodinového pokusu. (Viz výše.) I stačilo vložit chomáče *Oedogonia* na čas do kyselé vody, usmrtiti tak *Cladophoru* a získati čistou (relativně) kulturu *Oedogonia*.

**Podivné na věci bylo však to, že také kultury, které současně byly ponechány ve tmě, pH vody podstatně zvýšily!** To plyne z grafu 3. Zde tedy působil nějaký regulator!

V dalších pokusech se ukázalo, že pH ve všech směsích vod,  $\text{CO}_2$  sycených, od 6,8 až k 5,4 stouplo již za půl hodiny, když do nich byla vnesena řasa (10 g živé váhy na 200 g vody) a půl hodiny v nich ve tmě v thermostatu při  $18^\circ \text{C}$  ponechána. Absorbovala řasa i ve tmě  $\text{CO}_2$ ? Současné titrace methodou Trillichovou<sup>22)</sup> ukázaly, že naopak! Kyslíčniku uhlíčitého ve tmě ve všech směsích přibývalo, řasa „dýchala“. To demonstruje graf č. 3. V *Oedogoniu* našel jsem tedy zřejmě bytost, která je ústojivá. Ve tmě i na světle stlačuje si pH vody do mezi snesitelných. Ale jak to dělá? Jaký je ústoj její? Čím paralyzuje přibývající  $\text{CO}_2$  v roztoku ve tmě?

Na snadě bylo očekávat, že to jsou opět uhličitany, které k ústoji slouží. A skutečně se ukázalo, že všechna vlákna, takřka všechny buňky řasy, jsou povlečeny oněmi inkrustacemi, které KÜTZING spolu s řasou považoval za zvláštní rod a nazval *Psichohormium*. Později poznali algologové, že několik rodů řas zelených může býti za určitých, blíže však nezjištěných okolností pokryto takovými inkrustacemi i považovali je za produkt řasy, který ona občas vylučuje. Teprve před nedávnem objevil CHOLODNYJ 1922, že „*psichohormium*“ není produktem řasy.

<sup>22)</sup> BUNTE 1918, I. c. str. 302.



Ob. č. 3.

Pokus F III. — Brno, 23./V. 1923.

**Oedogonium s psychohormiemi v kyselých vodách ve tmě. —**

Na abscisse pět láhví (à 200 cm), naplněných vodou o stoupajícím množství  $CO_2$ .

Na ordinatě značí plná čára pH těchto pěti směsí před přidáním řasy; trhané čáry značí pH vod, když do nich bylo vloženo po 10 g svěží váhy řasy a ponecháno při  $18^\circ C$  ve tmě, a to: střední čára značí pH vod po půlhodinovém, spodní čára po 24hodinovém styku s řasou — Vidno, že řasa i ve tmě snižuje množství  $H^+$ -iontů v kyselé vodě! —

CHOLODNYJ ukázal, že jde o železitě bakterie, hlavně o nový rod *Sideromonas* n. g., který se v epifytických koloniích po řasách rozrůstá, vylučuje hojně slizu a ten pak inkrustuje uhlíkatem, resp. hydroxydem železitým. Tento nález CHOLODNÉho jsem na našem *Oedogoniu* plně potvrdil a odkazuji v morfologických podrobnostech na práci zmíněného autora. Jenže v mém případě byly to hlavně drusy uhlíkatu vápenatého, které ve slizu

byly uloženy. Kromě  $\text{Ca}^{++}$  dokázal jsem  $\text{Fe}^{++}$  i  $\text{Fe}^{+++}$ -iont, kyslíčník uhlíčitý pak unikal bouřlivě, jakmile jsem přidal k řase zředěné kyseliny.

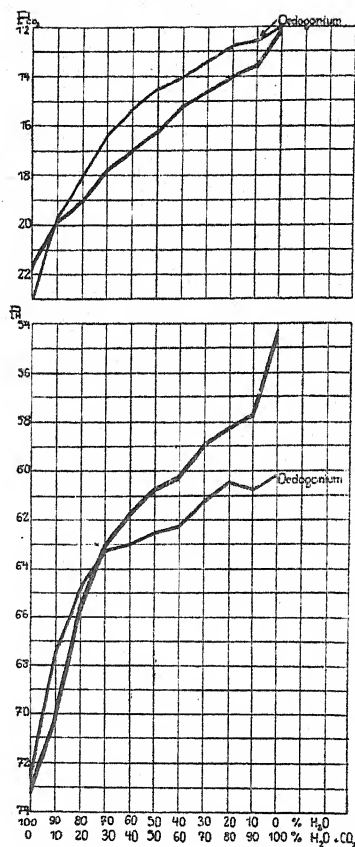
Význam těchto inkrustací zůstal CHOLODNÉmu utajen, ačkoliv o něm ve své práci uvažuje. Z toho, co jsme uvedli, vyplývá jasně, že psychohormia jsou oním ústojem, který udržuje vodu v mezích Oedogoniu žádoucích. Působí zcela tak jako uhlíčitany v krvi či mořské vodě. Jakmile ve vodě se objeví nová dávka  $\text{CO}_2$  a pH klesá, část uhlíčanů z psychohormií s ním reaguje na rozpustný dvojuhlíčan. Proto celkové kyseliny při titraci uhlíčitě ve vodě s řasou přibývalo. Avšak dvojuhlíčan se hydrolysuje a uvolněné  $\text{OH}'$ -ionty zatlačují ionty vodíkové. Proto pH současně stoupalo.

Ústoj potrvá, pokud se všechn uhlíčan vápenatý (a hydroxyd železitý) ze slizu nerozpustí v dvojuhlíčan. Stavů toho jsem v pokusech takového druhu, jak je uvádí grafy č. 2 a 3, nikdy nedosáhl. Zničil jsem ústoj teprve, když jsem řasu po 24 hodin promýval proudem vody, syčené kyslíčnickem uhlíčitým. Jako první symptom poruchy přestaly se na světle tvořiti nové asimilační bublinky (po vytřepání starých), řasa klesla ke dnu. A již se nezotavila, když byla přenesena do normální vody. Za to řasa kontrolní, která byla vložena do stejné, jenže neobnovované vody jako první (1 l o  $\text{pH} = 5,4$ ) ve stejném množství (10 g svěží váhy) a stejně dlouho v ní zůstala (24 h), asimilovala přes den živě a za 2 dny zvýšila pH vody na 7,25. Mikroskopická kontrola řasy mrtvé ukázala, že inkrustace z psychohormií vymizely.

Těmito pokusy je význam psychohormií pro řasu prokázán. Ony skýtají řase ústoj, který ji dalekosáhle osamostatňuje od kolísaných poměrů ve vodě sladké. Jest to tedy zvláštní druh symbiosy mezi řasou a bakterií a nazval bych jej elektro-symbiosou. Prospěch bakterie jsem nehledal a odkazuji na domněnky, které pronesl CHOLODNÝJ.

V poslední době přezkoušel jsem tento laboratorní nález v přírodě, na lednických rybnících. Nalezl jsem ve všech případech překvapující shodu. Kromě toho pak se mi ukázaly v tomto světle různé povleky Diatom, zoogléi atd. na některých Cladophorách býti rovněž takovými „ústojnými symbiosami“. Tento druhý, pro ekologii sladkovodní jistě důležitý fakt budu ještě experimentálně sledovati.

Co se psychohormií týče, našel jsem je jak na *Oedogonium* tak na *Cladophore* všude tam, kde pH vody silně kolísá, tedy v tůňkách planktonem nebo rybami bohatých, na bahnitém okraji rybníka, kde sídlí ptáci a pod. Za to chyběla psychohormia jak na *Cladophore* tak i na *Oedogonium* všude, kde pH bylo byt i nízké, avšak konstantní. Tedy na porostech ve výtocích drenážních vod, na splávcích, ve spojovacím příkopě mezi rybníky. Rovněž, a to je důležité, chyběla ve stojaté vodě v okolí vápence: na kamenech na hrázi, na porostech, které se přichytily na ulitách slimáků a pod, ačkoliv zde by bylo právě hojně materiálu pro tyto inkrustace. Tyto nálezy vedou mne k domněnce, že řasa má vliv na to, kdy se na ní psychohormium usadí, že tedy nejde o pouhou



Ob. č. 4.

Pokusy F V a F VII. — Brno, červen 1923.

*Oedogonium* s psychohormiemi reguluje ve tmě vodu. —

Na abscise 11 láhví (à 200 cm) s vodami o stoupajícím množství kyslíčného uhlíkatého.

Thustá čára ve spodním výkresu značí množství H-iontů, v horním výkresu množství titrovaného  $\text{CO}_2$  v těchto vodách.

Tenké čáry v obou výkresech znamenají, jak se změnily tyto hodnoty, když bylo vloženo do vod po 10 g svěží váhy řasy a ponecháno v nich půl hodiny ve tmě při  $18^\circ \text{C}$ .

Vidno, že  $\text{CO}_2$  přibýlo, avšak H-iontů ubylo! Řasa působí jako ústoj!

epifytickou vegetaci bakterií na řase, nýbrž právě o skutečnou symbiosu.

### III.

Nebude jistě obtížno, aby tyto mé nálezy byly ekology za jiných podmínek v jiných vodách přezkoušeny a doplněny. Jsem

jist, že taková kontrolní pozorování ještě zřetelněji ukáží, jak podstatně rozhoduje pH o vzhledu sladkovodní flory. Snad se ukáže, že mnohé formy či druhy těch právě rodů, o nichž jsme pojednali a jejichž systematické zpracování je stejně obtížné jako problematické<sup>24)</sup>, jsou oekomorphosami, jež vyvolává poměr k pH.

Abych se snad vyhnul výtee, že přeceňuji jednostranně význam určitého, dosud zanedbaného činitele na úkor činitelů jiných, podotýkám ještě ku konci, že je mi ovšem jasno, že optimální pH samo o sobě nepomůže, chybí-li podmínky ostatní. Že však, jsou-li tyto dány, je pH v mnoha případech oním činitelem, který z nich vyplývá a bezprostředně na organismus působí. Tak soudím ku př., že *Cladophora* ve tmě vyrejdivší neučinila tak proto, že byla zatměna, že přechod světlo—tma nebyl přímým podnětem pro vytváření zoospor, nýbrž že ve tmě náhle pokleslo pH (ustala assimilace, dýchání pokračuje). Byla-li před tím řasa v pH, které leželo na hranici vegetativního růstu, zoospory se nutně dostaví. Proto právě vyrejdí *Cladophora*, kterou jsme přenesli do tmy z proudící vody (pH 7,4), nevyrejdí však *Cladophora* z vody stojaté (pH 7,8) a zvláště tehdy ne, přidáme-li vápence. Na stanovisku v proudící vodě však táž *Cladophora* v noci nevyrejdí: proto, že voda má v noci totéž pH jako ve dne. Nedefinovatelný faktor „proudící voda“ svádím tedy na definovatelný, měření přístupný faktor „pH“. Tolik o teorii, plynoucí z mých pokusů. Jak jsem již řekl, odborníkovi bude snadno moje nálezy i závěry přezkoušeti. Osvědčí-li se, nepochybuji, že se jimi značně zjednoduší a zcelí obraz o životě ve sladkých vodách.

A ještě jeden důsledek z nich plyne: **Že je totiž blána buněčná činitelem pro život rostlinné buňky mnohem důležitějším, než se dosud předpokládalo.** I v tomto ohledu mohlo by to, co jsem sdělil, vybízeti k dalšímu studiu. —

Brno, Ústav pro fyziologii rostlin  
Masarykovy university, září 1923.

<sup>24)</sup> Myslím ku př. na výbornou práci HEERINGovu, *Siphonocladiales* v PASCHER 1921.

## Zusammenfassung.

1. Es wurde die Frage gestellt, ob die heutige Unkenntnis der Ursachen, die die Periodizität, das Fruchten und sonstige Entwicklungsmomente der niederen Süßwasserpflanzen hervorgerufen, nicht darin beruht, daß man bisher nicht versucht hatte, diese verschiedenen Erscheinungen auf einen einzigen Faktor zurückzuführen, statt nach einer Fülle von Einzelfaktoren zu ahnden (S. 229.—232). Die Ergebnisse BENECKE'S 1908, nach denen die Kopulation bei *Spirogyra* bei Stickstoffmangel eintritt, konnten nach den Forschungen auf den Teichen in Eisgrub, Südmähren, nicht bestätigt werden (S. 233). Es wird aber eben an diesem Beispiel gezeigt, daß ein gemeinschaftlicher Faktor in beiden Fällen bestimmend sein könnte, und zwar die Wasserstoffionenkonzentration des Wassers.

2. Es wurde in diesem Sinne eine Reihe von Messungen verschiedener Gewässer in Brünn und Umgebung sowie in Eisgrub und Umgebung unternommen und pH nebst  $\text{CO}_2$ -Gehalt und Pufferung des Wassers geprüft. Es zeigte sich, daß fließende Gewässer meistens durch ein konstantes pH gekennzeichnet sind, während dasselbe im stehenden Wasser bedeutenden Schwankungen bei Tag und Nacht ausgesetzt ist. Eine Ausnahme bilden diejenigen Wasserpartien, die mit Kalkgestein in unmittelbarer Berührung stehen. Hier war ein konstantes, demjenigen des Meerwassers sehr nahestehendes pH (7,75—7,9) zu finden.

3. In engem Zusammenhang mit der Höhe und Konstanz des pH steht die Algenflora der durchforschten Gewässer. Diese Abhängigkeit des Lebensoptimum von pH wurde an der Hand zweier Genera, an *Cladophora* und *Spirogyra* näher gezeigt (S. 233—235) und graphisch dargestellt (Textfig. 1).

4. Es wurde nach der Ursache der  $\text{H}^+$ -Ionen-Empfindlichkeit gesucht (S. 235—240). Die Einwirkung der  $\text{H}^+$ -Ionen auf Pflanzenzellen ließ sich günstig an *Basidiobolus* (Üehla und Morávek 1921, 1922) und *Cladophora* (Lapique 1921) studieren, deren Zellen im sauren Medium platzen. Der Vorgang des Platzens wird näher beschrieben, seine Grenzen werden gesucht und für *Basidiobolus* bei  $2 \times 10^{-5} \text{ n HCl}$ , für *Cladophora* bei  $2 \times 10^{-4} \text{ n HCl}$  gefunden. Eine ultramikroskopisch feststellbare Schädigung wird durch  $\text{pH}=6$ , 2 in einigen Minuten herbeigeführt, eine physiologisch bemerkbare aber durch alle Konzentra-



tionen von  $\text{pH} < 7,0$ . Es wird wahrscheinlich gemacht, daß es sich um Adsorption des  $\text{H}^+$ -Ions an die Zellmembran und um die Folgen dieser Adsorption handelt, vor allem um eine augenblickliche Drucksteigerung seitens der Zellmembran. Durch diesen Druck wird der Protoplast mechanisch ausgequetscht, insofern die Vacuole das Widerlager bilden. Die Druckzunahme wurde mikroskopisch verfolgt; Quellung und Verbiegung einzelner Membranschichten, Vakuolisierung des Protoplasten und ähnliche Symptome werden beschrieben (S. 237—238). Aus diesen Beobachtungen und aus Wachstumsmessungen unter normalen Verhältnissen wird gefolgert, daß auch oberhalb des Neutralpunktes geringe Schwankungen des pH genügen, um die Membrankolloide, deren Dispersität, Hydratation u. s. f. zu verschieben. Dadurch wird einerseits die Permeabilität, andererseits das Wachstumstempo der Zellmembran verändert, Vorgänge, die dann im Protoplasten Stoffwechsel- und Wachstumsstörungen oder Schwankungen hervorrufen.

So wie bei *Cladophora*, so auch bei *Basidiobolus* wird das vegetative Wachstum bei pH ca 7,2 eingestellt und die Pflanzen schreiten zur Kopulation, bzw. zur Zoosporenbildung (S. 239). Die Bildung von Fortpflanzungsorganen bei dieser Grenze wird als eine Anpassung dieser „acidophoben“ Organismen aufgefaßt.

Als eine Uebergangsform zu den „alkaliphoben“ Pflanzen (Bewohner der sauren Moore) wird *Spirogyra* gefunden, deren Wachstumsoptimum bei pH 7,3 liegt und die im Gegensatz zu *Cladophora* Zygoten in steigendem pH ( $> 7,6$ ) bildet.

Die Empfindlichkeit der Süßwasserpflanzen gegen  $[\text{H}^+]$ -Schwankungen wird also auf die Eigenschaften der Zellmembran zurückgeführt. Deswegen müßte man diesem Bestandteile der Pflanze eine erhöhte Bedeutung beimessen.

5. Es wurden Schutzeinrichtungen der Süßwasseralgen, bzw. deren Membranen, gegen pH-Schwankungen gesucht (S. 240 u. folg.).

6. Bei Meeresalgen (*Cladophora*, *Enteromorpha*) wurde dergleichen nicht gefunden. Diese Algen entbehren jeglicher Regulation in Bezug auf pH, was begreiflich erscheint, da sie von einem Puffer (Meerwasser) dauernd umgeben sind, das die nötige Konstanz der  $[\text{H}^+]$  automatisch unterhält. Daher liegt ihr



Assimilations- und Atmungsoptimum im Einklange mit Lapique's 1923 Befunden nahe der Neutralgrenze.

7. Dagegen wurde in Brünn tatsächlich ein Oedogonium gefunden, das noch in mit  $\text{CO}_2$  — gesättigtem Wasser ( $\text{pH} = 5,4$ ) lebhaft assimilierte. Dementsprechend wurde im Lichte eine  $\text{CO}_2$ -Abnahme nebst  $\text{pH}$ -Anstieg gefunden (Textfig. Nr. 2). Es stellte sich aber heraus, daß die Alge die  $[\text{H}^+]$  der Versuchswässer auch im Dunkeln herabdrückte! (Textfig. Nr. 3.) Gleichzeitig konnte eine Zunahme der Gesamtkohlensäure im Wasser festgestellt werden (Textfig. 4). Die Alge besaß also ein Puffersystem! Dasselbe wurde gesucht und in Psychohormien, mit denen die Alge besetzt war, gefunden. Der Befund Cholodnyj's 1922, daß Psychohormien kein Produkt der Alge selbst, sondern Eisenbakterienkolonien mit den von denselben ausgeschiedenen Eisen- und Kalciumkarbonaten vorstellen, wird bestätigt, die Bedeutung dieser Zoogloea entdeckt: Die inkrustierten Karbonate wirken als Puffer, — ebenso wie im Blute oder im Meere — indem sie bei  $\text{CO}_2$ -Anstieg als Bikarbonate teilweise in Lösung übergehen und die  $[\text{H}^+]$  herabdrücken. Die beigemengte Cladophora, die keine Psychohormien besaß, vertrug den Aufenthalt in den mit  $\text{CO}_2$ -angesauerten Wassergemischen nicht. Ebenso ging das Oedogonium zugrunde, wenn durch ein 24-stündiges Durchspülen mit  $\text{CO}_2$ -gesättigtem Wasser sämtliche Karbonate aus den Psychohormien gelöst wurden.

8. Diese Befunde wurden wiederum in der freien Natur kontrolliert und bestätigt. In den Eisgruber Teichen und deren Umgebung wurden Cladophora und Oedogonium sowie mit als auch ohne Psychohormien gefunden. Ohne Psychohormien kamen sie in konstantem  $\text{pH}$  vor, also in rasch fließenden Drainagegewässern, an Kalksteindämmen u. dgl., mit Psychohormien an Fragmites- und Typha-Buchten, im Litorale, in Planktontümpeln u. s. w. Es wird daraus gefolgert, daß die Psychohormien keine zufällige Epibiose, sondern eine unter Umständen von der Alge zugelassene Symbiose vorstellen; diese wird als Elektrosymbiose bezeichnet. — Cladophora kann, statt Psychohormien zu führen, bisweilen dasselbe erreichen, wenn sie — in Tümpeln von niedrigerem  $\text{pH}$  — Schneckenschalen besiedelt.

Eine Reihe von ähnlichen Doppelanpassungen — (Diatomeen-Schwefelbakterien, Cladophora-Schwefeleisen u. s. w.) wurden an-

getroffen, jedoch sind diese Untersuchungen noch nicht abgeschlossen.

9. Es wird auf die naheliegende Bedeutung dieser Funde für die experimentelle Oekologie, als auch für die Systematik der Süßwasseralgen hingewiesen.

### Erklärung der Textfiguren.

**Fig. 1.** Register Nr. LVIII-XXVI. Eisgrub, Mähren, August-September 1923.

**Cladophora, Spirogyra-Optimum-Kurven** nach dem Vorkommen in den Teichen an der biologischen Station der Brüner Hochschulen in Eisgrub, Mähren.

Auf der Abszisse Wasserstoffionenkonzentration des Wassers der betreffenden Lokalität (Mittel), auf der Ordinate der Gesamtzustand der Alge, aus dem Aussehen und Wachstum der Zellen sowie aus dem Entwicklungsstadium und Gesamthabitus der Alge geschätzt.

**Fig. 2.** Versuch F I. — Brno, am 20./5. 1923.

**Oedogonium sp. mit Psychohormien assimiliert in saueren Wassergemischen.**

Auf der Abszisse in beiden Graphen 4 Wässer (1 l-Gefäße) mit steigendem  $\text{CO}_2$ -Gehalt. Die volle Kurve im unteren Graph stellt die Wasserstoffionenkonzentration, die des oberen Graphs die  $\text{CO}_2$  Konzentration dieser Wassergemische dar. Dieselben wurden in diesem und in den folgenden Versuchen so hergestellt, daß das Leitungswasser mit  $\text{CO}_2$  gesättigt wurde und dieses ( $\text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$ ) saure Wasser wurde dann mit gewöhnlichem Leitungswasser entsprechend gemischt.

Die vollgezogenen Kurven stellen die Wasserstoffionenkonzentration (unterer Graph) sowie die  $\text{CO}_2$ -Konzentration (oberer Graph) dieser Gemische dar, die gestrichelten Kurven die Veränderung dieser Werte, nachdem in die Gefäße je 10 g Frischgewicht Alge gebracht und 30 Minuten lang am Lichte belassen worden ist. — Sowie  $\text{CO}_2$  als auch  $\text{H}^+$  nimmt ab, die Alge assimiliert.

Konzentration des  $\text{CO}_2$  wurde mittelst  $\log \frac{1}{[\text{CO}_2]}$  dargestellt, um konforme Werte mit  $\text{pH}$  zu erhalten.

**Fig. 3. — Versuch FIII. — Brno 23./5. 1923.**

**Oedogonium sp. mit Psychohormien, beeinflußt im Dunkeln das p H der saueren Wassergemische.**

Auf der Abszisse 5 Wassergemische (Flaschen à 200 cm) mit steigendem CO<sub>2</sub>-Gehalt.

Vollgezogene Kurve stellt das pH dieser Gemische dar. Gestrichelte Kurven zeigen Veränderung dieser Werte, nachdem in die Flaschen je 10 g Frischgewicht Alge eingelegt und darin im Dunkeln bei 18° C belassen worden ist. Mittlere Kurve nach 30 Minuten, untere Kurve nach 24stündigem Aufenthalt im Dunkeln. Man sieht, daß die Alge die H<sup>+</sup>-Ionenmenge auch im Dunkeln herabsetzt!

**Fig. 4. — Versuche FV und FVII. — Brno, Juni 1923.**

**Oedogonium sp. mit Psychohormien als Karbonatpuffer.**

Auf der Abszisse 11 Wassergemische (Flaschen à 200 cm) mit steigendem CO<sub>2</sub>-Gehalt.

Die dick gezeichnete Kurve des unteren Graphs stellt die H<sup>+</sup>-Konzentration, diejenige des oberen Graphs die CO<sub>2</sub>-Konzentration dieser Gemische dar.

Die dünnen Kurven in beiden Graphen bedeuten die Veränderung dieser Werte durch 10 g Frischgewicht Alge nach halbstündiger Einwirkung bei 18° C im Dunkeln.

Man sieht, daß die Konzentration der titrierbaren Kohlensäure steigt, diejenige der H<sup>+</sup>-Ionen dagegen sinkt! Die Alge wirkt auf das Wasser wie ein Puffergemisch ein!!

### Literatura.

- ARRHENIUS, O. 1922 — Hydrogen ion concentration, soil properties and growths of higher plants. — Archiv für Botanik. 18.
- BENECKE, W. 1908. — Ueber die Ursachen der Periodizität im Auftreten der Algen, auf Grund von Versuchen über die Bedingungen der Zygotenbildung bei *Spirogyra communis*. — Internationale Revue d. gesamten Hydrobiologie und Hydrographie I.
- BUGARZSKY, S. a TANGL, F. 1898 — Physikalisch-chemische Untersuchungen über die molekularen Konzentrationsverhältnisse des Blutserums. — Pflüger's Archiv 72. 531.
- BUNTE, H. 1918 — Das Wasser. Braunschweig.
- CLARCK, W. M. 1922 — The determination of Hydrogen ions. Baltimore, second edition.
- CHOLODNYJ, N. 1922 — Ueber Eisenbakterien und ihre Beziehungen zu den Algen. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 40. 326.

- CHRISTENSEN, R. H. 1923 — Undersogelser vedrorende nogle nyere fremgangsmaader til bestemmelse af jordens reaktion og kalktrang. Beretning fra Statens forsogsvirksomhed Plantenkultur, Kobenhavn. 154.
- DOUGAL Mac 1922 — Hydratation and growth — Public. Carnegie-Instit. Washington.
- HAMBURGER, H. J. 1902—4 — Osmotischer Druck und Ionenlehre in den Medicinischen Wissenschaften — III. Teil.
- HANSTEEN-CRANNER, 1922. — Zur Biochemie und Physiologie der Grenzsichten lebender Pflanzenzellen. Meldinger fra Norges Landbrukshoiskole 2.
- HENDERSON L. S. 1913 — The fitness of the environment; an inquiry into the biological significance of the properties of watter. New York.
- Týž, 1908 — The theorie of neutrality regulation in the animal organism — Amer. Journal of Physiol. 21, 427.
- HEERING, W. 1921 — Siphonocladiales. — Pascher's Süßwasserflora, Heft 7. Chlorophyceae IV.
- HÖBER, R. 1923 — Physikalische Chemie der Zelle und Gewebe — 4 vydání — vychází.
- JOËL, E. 1923 — Klinische Kolloidchemie. Leipzig. 121 str.
- KLEBS G. 1896 — Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena.
- LABBÉ, A. — 1923 — Influence de la segmentation des oeufs d' „Halo-sydna et de Sabellaria“. — Compt. Rend. 176.
- Týž, La distribution des animaux des marais salant dans ses rapports avec la concentration en ions hydrogène. — Compt. Rend 175.
- LAPIQUE, L. 1921 — Influence des acides et des bases sur une algue d'eau douce. — Compt. Rend. d. soc. Biol. 84, 493.
- LAPIQUE, L. et Thérèse KERGOMARD, 1923 — Changements dans la réaction de l' eau douce sous l' action des plantes aquatiques. — Compt. Rend. d. soc. biol. 87.
- MEVIUS, W. 1921 — Beiträge zur Physiologie „kalkfeindlicher“ Gewächse. — Jahrb. für wiss. Bot. 60. 148.
- MICHAELIS, L. 1922 — Die Wasserstoffionenkonzentration. — Berlin. — 2 vydání, I. díl. — Vychází. — 1. vydání 1914.
- Týž, 1922 — Messung von pH mit Indikatoren ohne Puffer. — Abderhalden's Handbuch d. biol. Arbeitsmethoden, III. A 3. 487.
- MONTFORT, C. 1921 — Die aktive Wurzelsaugung aus Hochmoorwasser im Laboratorium und am Standort und die Frage seiner Giftwirkung. Eine induktive oekologische Untersuchung. — Jahrb. für wiss. Bot. 60. 184.
- PALITZSCH, S. 1911 — Sur le mesurage et la grandeur de la concentration en ions hydrogène de l' eau salée. — Compt. rend. de trav. du Lab. de Carlsberg, 10 I.
- PASCHER, A. 1921 — viz Heering.

- SCHADE, H. 1923 — Die physikalische Chemie in der inneren Medizin. Lipsko. 3. vydání. 601 str.
- SÖRENSEN, S. P. L. 1909 — Etudes enzymatiques II. Sur la mesure et l'importance de la concentration des ions hydrogène dans les réactions enzymatiques. — Compt. rend. de trav. du Lab. de Carlsberg, 8 I.
- SPIRO, K. und PEMSEL, W. 1898 — Ueber Basen- und Säurecapazität des Blutes und der Eiweisskörper. — Zeitschr. für physiol. Chemie 26. 233.
- SZÜCZ, K. 1912 — Ueber einige charakteristische Wirkungen des Aluminiumions auf das Plasma. — Jahrb. f. wiss. Bot. 52, 261.
- ÚLEHLA V. und MORÁVEK, V. 1922 — Ueber die Wirkung von Säuren und Salzen auf *Basidiobolus ranarum* Eid. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 40. 8. — Vorl. Mitteilung.
- ÚLEHLA V. and MORÁVEK V. 1923 — On a new method of stating the physiological identity. — Věstník I. sjezdu československých botaniků v Praze.
-

# Einige Gedanken über das Individual-Differential.

Von **Rhoda Erdmann.** \*)

Mit drei Figuren im Texte.

Sehr glücklich hat Leo Loeb das Individual-Differential als Summe aller Verschiedenheiten eines Individuums gegenüber der Summe aller Unähnlichkeiten irgendeines anderen Vertreters derselben Unterart, Art oder Spezies gefaßt. Durch diesen Ausdruck ist angedeutet, daß durch Summation aller, auch der unendlich kleinen, selbst unbekannten Unterschiede eine neue Funktion entsteht, die wir nicht nur gedanklich als Differential, sondern auch experimentell fassen können. Sie tritt also in das Bereich der Naturwissenschaft. Das Individuum besteht aus unendlich vielen Teilen oder Faktoren, die dadurch zu einem Ganzen werden, daß sie sich in funktioneller Harmonie befinden. Je nach dem philosophischen Standpunkt des Betrachters wird dieses Einigende als Seele, als Verstand, als Entelechie oder innewohnende Zielstrebigkeit aufgefaßt. Das sind nicht experimentell zu zeigende Begriffe. Den einigenden Faktor kann der Naturwissenschaftler nur annehmen.

Die neuere Vererbungslehre hat die Ansicht zum Allgemeinut werden lassen und besonders in den Vordergrund gedrängt, daß jedes Individuum aus einer großen Anzahl von genotypischen Anlagen besteht, die phaenotypisch deutlich werden können in dem betreffenden Individuum, aber es nicht unbedingt zu werden brauchen. Ob alle Anlagen, die dem Individuum als genotypischem Vertreter seiner Art gehören, in jedem Individuum derselben Art immer vorhanden sind, ist nicht entschieden. Doch hat für das Auftreten eines Organismus als Ganzheit die Mendel'sche Lehre keine besondere Anlage. Wie in einem Mosaik das Muster das Einigende in dem Wirrwarr der vielen das Mosaik zusammensetzenden Steinchen ist, so müßte eigentlich die

\*) Anm. Die ausführliche Arbeit mit Versuchsprotokollen, Literatur usw. erscheint im Archiv der Entwicklungsmechanik der Organismen.

„Ganzheit“ durch irgend einen übergeordneten Faktor vertreten sein. Aber die Mendel'sche Lehre kennt diesen übergeordneten Gesamtfaktor nicht, wie Leo Loeb treffend bemerkt (1921, S. 144). Doch beeindruckt jedes menschliche Individuum andere Vertreter der Art besonders, durch seine Persönlichkeit, die sich physisch oder psychisch durch die Summe aller Verschiedenheiten dieser Person im Vergleich zu andern Personen umschreiben läßt. Wir können einzelne dieser kleinen Verschiedenheiten zwischen Individuen derselben Art im günstigsten Falle aufdecken, im allgemeinen aber sind wir auf ein Sichtbarmachen von vorher latenten Eigenschaften angewiesen, um die Existenz eines Individual-Differentials oder einer biochemischen Differenz (Borst, S. 191—222) als wirklich zu beweisen.

In vielen Zweigen der experimentellen Biologie hat sich hier und da dieses Individual-Differential in seinen Auswirkungen bemerkbar gemacht. Aber wenn alles, was über diese Zeichen seiner Existenz bekannt ist, zusammengefaßt wird, so bleiben wohl viele Einzeltatsachen, die sich im Laufe der experimentellen Forschung angehäuft haben, bestehen, aber eine straffe Fassung des Begriffsinhaltes läßt sich bis jetzt nicht geben. Die Existenz des Individual-Differentials wurde durch verschiedene Methoden zu beweisen versucht, und indem ich diese Methoden, durch welche man der Existenz des Individual-Differentials auf die Spur zu kommen versuchte, nach einander beschreibe und sie als für diesen Zweck passend oder unpassend bewerte, wird es vielleicht gelingen, den Begriff mit Tatsacheninhalt zu versehen, den die mathematische Fassung nicht gibt.

Den sichersten Nachweis der Existenz eines Individual-Differentials kann man durch die Methode der Transplantation geben. Die Reaktionen, welche lebende Zellen eines Individuums untereinander und diejenige, welche Zellen verschiedener Individuen derselben Art aufeinander haben, sind nicht gleich. Es lassen sich bei der Untersuchung der Transplantationsreaktion eines Individuums mit seinen eigenen Zellen und denen der Individuen gleicher Spezies, sowie der Reaktion bei Verpflanzung der Zellen der Angehörigen näher oder weiter verwandter Spezies bedeutsame Unterschiede aufdecken. Diese Reaktionen bestehen in dem verschiedenen Verhalten der Lymphozyten, Fibroblasten und der Angioblasten des Nehmers, das sowohl für die auto-, wie homo- und heteroplastische Transplantation von Leo Loeb und

seinen Mitarbeitern seit dem Jahre 1887 bis heute systematisch geprüft und ausgewertet ist.

Die durch die Transplantation gewonnenen Kenntnisse der Eigenschaften des Individual-Differentials zerfallen in zwei große Gruppen, Experimente, die auf sein Erscheinen hinweisen und solche, die durch das Fehlen dieser Erscheinungen, Rückschlüsse erlauben. Zu den letzteren gehören alle Berichte über gelungene autoplastische Transplantationen von Teilen oder Organen. Von Borst stammt der zusammenfassende Ausdruck, daß die Mißerfolge, denen die Hetero- und Isoplastik bei höheren Tieren fast stets begegnet, den zum Teil günstigen Resultaten bei autoplastischer Transplantation gegenüberstehen (1914, 293).

Die Gewebe sind also bei Verpflanzungen in demselben Tier aufeinander abgestimmt. Die Einheilung geht ohne starke Lymphozytenansammlung und Bindegewebswucherung bei guter Gefäßversorgung glatt vor sich. Die Individual-Differentiale sind annähernd gleich. Manche Autoren haben sogar für niedere Tiere (Joest und Korschelt Regenwurm; Wetzel Hydra) bessere Einheilungsmöglichkeiten bei autoplastischer als bei homoplastischer Transplantation berichtet, die bei niederen Tieren möglich ist. Die Stellung im System, wie die beigefügte Tabelle zeigt, kann aber nicht der Schlüssel dieser Phänomene sein. Das Fehlen des Individual-Differentials bei den Insekten oder sein schwaches Vorhandensein beweisen die Experimente von Koppany, Meisenheimer und Kopeč, in denen Köpfe und Ovarien vertauscht und funktionierend erhalten werden können. Sie zeigen, daß wir eine geringere Differenzierung der Einzelzelle des Insektenkörpers annehmen müssen, die ja verständlich wird durch die scharfe Abgrenzung des Weichkörpers durch den Chitinmantel, die dies vielleicht bedingt. Diese Annahme wird gestützt durch das Verhalten der Epithelien im ganzen Tierreiche. Diese nämlich geben die eindeutigsten Anzeichen von dem Vorhandensein des Individual-Differentials durch ihr Verhalten bei der Transplantation. Der schnelle Ueberzug der Wunde und die hiedurch bedingte Verbindung zwischen Wirt und Transplantat bei Autotransplantation sind Anzeichen, daß die Zellen fast keine störende Wirkung aufeinander ausüben können. (Oppel, Taube.) Ganz fehlen aber auch hier Zeichen des Zellantagonismus nicht.



TABELLE 1.

## Transplantationsmöglichkeiten.

NB<sub>1</sub> Dauernd-morphologisch erkenntlich  
und funktionell tätig.NB<sub>2</sub> — — keine Versuche bekannt.

Heteroplastisch.

(Der Grad der Heteroplastik ist nicht beachtet.)

Homoplastisch

Autoplastisch

		embryonal	erwachsen	embryonal	erwachsen
Vernes	sicher möglich, aber nicht experimentell festgestellt	—	möglich (11 Monate Dauer beobachtet)	—	möglich (höchste Einheits- heilungsdauer 8–9 Mon., aber funktionell tätig)
Coelenteraten		—	dauernd möglich	—	dauernd möglich
Echinodermen		larval möglich	möglich	larval möglich	möglich
Insekten		—	—	dauernde Vereinigung bis nach Metamorphose	larvale Vereinigung wird im erwachsenen Tier funktionsfähig
Amphibien Urodelen	möglich	sicher bis nach Meta- morphose	anscheinend dauernd (Tauben)	lange nach Metamor- phose möglich	nicht dauernd, viele Monate lang
Anuren	möglich	sicher bis nach Meta- morphose (Braus)	7 Monate (Stockard) nicht dauernd (Schöne) dauernd (Schulz, Winkler)	nicht lange nach Meta- morphose mögl. (13 Tage beobachtet Harrison)	nicht dauernd, aber ca. 100 Tage lang
Pisces	möglich	larval möglich	—	larval möglich	nicht dauernd möglich
Reptilien	möglich	—	möglich, aber nicht dauernd	—	möglich, aber nicht dauernd
Aves Mammalier	möglich "	nicht möglich " "	Nicht dauernd möglich, aber embryonales Gewebe widerstandsfähiger, oft auch nach Organen und Verwandtschaftsbeziehungen Ver- schiedenheiten der Erhaltungsdauer sicher.		

Wetzels Versuche an *Hydra* und Korschelts an *Allobophora terrestris* bei autoplastischer Transplantation zeigen, daß zwei Zellen wie ähnlich sie auch aussehen, doch verschieden gebaut sein müssen, sonst würde sich das Epithel wie immer zu einem dichten Saum zusammenschließen. Diese Trennung der Epithelschichten ist aber noch stärker sichtbar bei homoplastischer Transplantation. Bei *Rana temporaria* ist dies deutlich bei den Transplantationsversuchen von Gassul zu sehen. Hier bleiben noch nach zwei Wochen die Grenzen zwischen dem explantierten Transplantat und

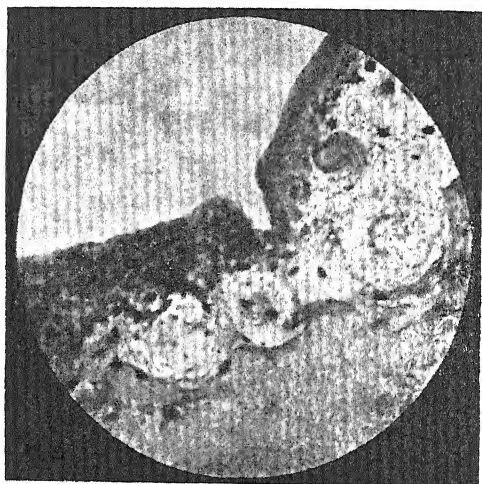


Bild 1.

Schnitt durch die Implantationsstelle. Das Transplantat, das vorher explantiert war, zeigt deutlich die Abgrenzung (rechts) gegen das Wirtsgewebe (links). Es wurden explantierte Hautstückchen von *Rana esculenta* nach Gassul 1923 (homoplastische Transplantation).

dem Wirtsgewebe deutlich kenntlich. Winkler und Weigl berichten auch von der Bildung eines Epithelwulstes bei homoplastischer Transplantation, wenn die Einheilung gelingt. Versagen der homoplastischen Transplantation bei Fröschen, bei denen wie auch in den Experimenten von Winkler, Weigl und Schöne die Haut nicht explantiert war, berichtet Schöne. Es kommt also in den sorgfältigen Experimenten dieses Autors zu keinem Zusammenschluß der Epithelien; das Transplantat wird abgestoßen. Dies ist

wichtig. *Rana esculenta* verhält sich bei den gleichen Experimenten verschieden. Sicher spielt die Existenz von Lokalrassen eine wichtige Rolle, die durch das Verfahren der Transplantation von Explantaten geprüft werden muß.

Gehen wir aber von den Fröschen zu niedriger im Systeme stehenden Tieren über und prüfen dort die Transplantationsfähigkeit, so fällt sofort auf, daß, in der Klasse der Amphibien sich eine scharfe Sonderung befindet. Die Urodelen zeigen ein ganz anderes Verhalten wie die Raniden. Homoplastische Transplantation wird bei Urodelen ertragen (*Triton alpestris* oder *cristatus*) und gelingt ohne Bildung großer Verwachsungswülste. Diese entstehen zwar bei heteroplastischer Transplantation zwischen den eben erwähnten Arten, aber können gänzlich verschwinden. Das aus der Arbeit von Taube wiedergegebene Bild weist keinen größeren Verwachsungswulst bei heteroplastischer Transplantation auf als das Bild von Gassul bei homoplastischer. Die Raniden haben stärkere Individual-Differentiale als die Tritonen Spezies-Differentiale.

Innerhalb der Spezies *Rana esculenta* kann es also näher oder weiter verwandte Individuen geben, die durch die bei der Transplantation auftretenden Erscheinungen ihren Verwandtschaftsgrad aufdecken können. Ich habe nun, da ich mir nicht



Bild 2.

Längsschnitt durch das Bein von *Triton cristatus* mit Manschette von *Triton alpestris*. Cristatus- und Alpestrishaut stoßen im Verwachsungswulst zusammen. Nach Taube 1922. (Hetroplastische Transplantation bei Urodelen).

verwandte Einzeltiere verschaffen oder züchten konnte, um die schon von Leo Loeb bei Säugetieren gefundenen Beziehungen nachzuprüfen, zuerst die Verwandtschaftsbeziehungen der Anurenspezies und Anurenfamilien mit Hilfe der Reaktionen des Individual-Differentials nachzuprüfen versucht.

Infolgedessen wurden Transplantationen zwischen verschiedenen Anurenspezies und zwischen verschiedenen Anurenfamilien ausgeführt. Es wurde verpflanzt, wenn nichts besonderes dabei gesagt ist, zwischen *Rana arvalis* und *Rana temporaria sive fusca*; zwischen *Rana arvalis* und *Rana esculenta*. Um nun ganz sicher zu sein, daß das Homodifferential nicht mehr bestand, verwandte ich bei dieser Heterotransplantation folgende Methode. Bei dieser, schon bei meinen Hühnerversuchen (1918) angewandten Methode fand ich, daß früher explantiert gewesenes Gewebe länger der Lymphozyten- und Bindegewebe-reaktion widerstand als nicht explantiertes Gewebe. Dies wurde auch für die homoplastische Transplantation bei *Rana esculenta* unter meiner Leitung, wie oben angedeutet, durch Herrn Dr. Gassul festgestellt. Es zeigt sich, daß kürzer oder länger explantierte Hautstückchen vom Frosch in allen Fällen, in welchen sie in Froschplasma, Froschaugen-kammerwasser oder Lymphe gezüchtet werden, glatt einheilten. Stücke, die in Ratten- oder Menschenplasma gezogen wurden, heilten dagegen nicht ein. Das Verweilen in dem Plasma-medium, losgelöst vom Körper und entfernt vom immer sich erneuernden Säftestrom muß das Individual-Differential des Explantats verändert haben, da sicher sich chemische Veränderungen bei diesem plötzlichen Mediumwechsel vollziehen, die wahr-

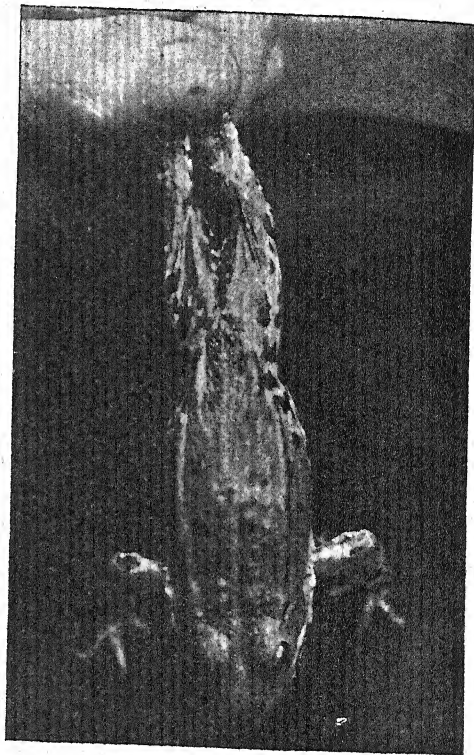


Bild 3.

Die in den Rückenstreifen von *Rana esculenta* transplantierte Haut von *Rana arvalis* erscheint als dunkler Fleck. Die Hautstückchen waren vorher explantiert worden. (Heteroplastische Transplantation bei Raniden).  
Original nach Erdmann.

TABELLE II.

(Vergl. Gassul R., Arch. f. Entw. d. Organismen Bd. 52, 1928) zeigt die Überlegenheit der in Froschplasma gezüchteten Explantate bei der Reimplantation gegenüber Stücken der Froschhaut, die in heterologen Medien gezüchtet wurden.

Tag der Transplantation	Zahl der Explantate	Serie der Explantate	Alter der Explantate	Beschaffenheit der Explantate	Kulturmedium der Explantate	Ort der Implantation	Resultat der Transplantation	Signator und Tag der Exzision des eingeheilten Implantats
27. XII. 20	4 Exp.	Vorversuch	7 Tage	um das Explantat eine schmale Zone ausgewanderte Zellen	Froschplasma	Rücken	per primam eingeheilt	30. XII. 20 Frosch I
4. I. 21	4 "	Serie A	5 "	Zellreiche Zonen um das Explantat	"	"	" "	5. I. 21 Frosch IIa
5. I. 21	2 "	"	6 "	" " "	"	"	" "	7. I. 21 Frosch IIb
10. I. 21	6 "	Serie B	5 "	" " "	"	"	" "	12. I. 21 Frosch III
10. I. 21	3 "	"	5 "	" " "	"	"	" "	13. I. 21 Frosch V
17. I. 21	32 "	Serie C	5 "	die Explantate in Ringertlösung waren unverändert	7 Exp. — Froschpl. 5 " — Humor + Plas. 6 " — Lymphe 6 " — Ringer 8 " — Humor aq.	" "	außer der Ringerepl. alle eingeheilt	24. I. 21 Fr. VIa 1, 2, 3 " VI b 1, 2
27. I. 21	8 "	Serie E	4 "	fast unveränderte Explantate	4 Exp. — Rattenpl. + Humor 4 " — Menschenpl. + Humor	" "	nicht eingeheilt am 2. II. abgestoßen	
4. IV. 21	20 "	Serie J	13 "	die im Rattenplasma bef. Expl., z. T. unveränd., z. T. nekrobiotisch	8 Exp. — Froschpl. 6 " — Rattenpl.	" "	eingeheilt mit Ausnahme der Rattenpl.-Exp.	23 IV. Frosch VIII
" "	"	" " "	13 "	" " "	6 Exp. Humor aqueus	" "	" " "	3. V. 21 Frosch IX

scheinlich in dem Abbau der komplizierten Eiweißverbindungen ihren Grund haben können. So ist es theoretisch unschwer anzunehmen, daß das Individual-Differential, wie ich es ausdrücken möchte, gebrochen ist und nur das Speziesdifferential bleibt. Je länger nun z. B. die Haut von *Rana esculenta* explantiert wird ehe sie in *Rana temporaria* implantiert wird, je weniger Versager werden sich unter den Versuchen finden. Eine in der Originalarbeit abgedruckte Kurve gibt die Prozentzahlen für zwei Versuche unter verschiedenen Spezies und für einen Versuch zwischen verschiedenen Amphibienfamilien. Es geht daraus hervor, daß Verpflanzungen zwischen *Rana arvalis* und *Rana esculenta* leichter gelingen als zwischen *Rana esculenta* und *Rana temporaria*. Beide gelingen wiederum leichter als Verpflanzungen zwischen *Bufo communis* und *Rana esculenta*.

Es sind nun z. B. von W. Schultz auch gelungene Transplantationen zwischen verschiedenen Froschspezies und zwischen Fröschen und Kröten berichtet, aber wenn die Speziestransplantate im allgemeinen dasselbe Aussehen bei Schulz und bei mir haben und meine Versuche sich nur durch größere Erfolgszahlen auszeichnen, so sind die Ergebnisse bei Familientransplantaten mit Explantation (Erdmann) und ohne Explantation (Schultz) verschieden. Während bei Schultz unzusammenhängende Stücke in der Wunde sitzen, ist die Wundfläche nach meinen Versuchen vollkommen geschlossen. Es wird aus meinen Versuchen klar, daß strukturell *Rana arvalis*, als Grasfrosch näher der *Rana esculenta* als Seefrosch steht als *Rana temporaria* der *Rana esculenta*. Die echten Kröten sind strukturell von den Grasfröschen und Seefröschen gleich weit verschieden. Die Pelobatiden = Unken, mit denen auch Versuchsreihen gemacht sind, die ich hier nicht erwähne, stehen weiter von den Raniden ab als die Bufoniden, während Pelobatiden und Bufoniden sich näher stehen.

Die Existenz eines Individual-Differentials ist bei Raniden indirekt durch die Unstimmungsversuche Gassuls bewiesen. Leo Loeb hat direkt durch Transplantation der verschiedensten Organe bei neugeborenen Ratten und Meerschweinchen, deren Verwandtschaftsverhältnisse bekannt waren, Unterschiede im Ertragen der homoplastischen Transplantation festgestellt. Es verpflanzt sich schwerer von Eltern auf Kinder als von Bruder auf Schwester oder Schwester auf Schwester. Schwieriger wird es sich auf Urenkel überpflanzen als auf Enkel. Die feinsten Verwandtschafts-



beziehungen deckt also die Transplantationsreaktion auf. Aber Leo Loeb ist noch einen Schritt weiter gegangen, auch die Art wie das Individual-Differential vererbt wird, ist angedeutet. Weiter wissen wir durch die Spemann'schen Untersuchungen, daß das Individual-Differential während des Embryonallebens entsteht. Danach muß die Ansicht abgelehnt werden, daß es einen Gleichlauf zwischen Verpflanzungs- und Kreuzungsmöglichkeit (W. Schultz) gibt.

Als Arbeitshypothese möchte ich nur dies andeuten: Das Individual-Differential entsteht parallel mit der Embryonalentwicklung. Es kann auch vielleicht parallel entstanden sein mit der Stammesentwicklung. Ist diese Annahme richtig, so müssen die Verwandtschafts-Verhältnisse zwischen 2 Spezies durch diese Methode geklärt werden können.

Leo Loeb hat nicht nur von dem Individual-Differential gesprochen, sondern auch von dem einer Spezies. Die Spezies-Differentiale, z. B. zweier *Rana temporaria* sind gleich. Ihre Individual-Differentiale sind verschieden. Diese sind dem Spezies-Differential untergeordnet. Der Nachweis, daß es also ein Individual-Differential gibt, ist mit der von mir gebrauchten Methode möglich, das Individual-Differential, das Spezies- und das Familien-Differential zu brechen. Sie wird sich natürlich je nach dem Objekt verändern müssen, und es wird von großem Interesse sein zu untersuchen, ob auch innerhalb einer gesamten Tierklasse oder eines Tierstammes sich die Differentiale so umstimmen lassen, daß die Zellen untereinander in dem ganzen Stamm ertragen werden können. Die Bausteine, aus denen das Plasma besteht, können nur durch Umgruppierung ihrer Moleküle sich unterscheiden. Sind nun die Bausteine in allen Tierstämmen die gleichen oder sind die Unterschiede so tiefgreifend, daß für jeden Stamm eine bestimmte Gruppenorientierung sich vorfände, die wohl vertauscht werden kann, aber in irgend einer Form vorhanden sein muß? Sind diese Untersuchungen getrennt für alle Tierstämme ausgeführt worden, so wird sich vielleicht auch ein Schluß auf die monophyletische oder poliphyletische Entstehung des Tierreiches ziehen lassen.

Ich habe bis jetzt nur von einem Nachweis des Individual-Differentials durch die Methode der Transplantation und Explantation gesprochen. Man hat auch versucht auf eine andere Weise das Individual-Differential nachzuweisen, und zwar mit Hilfe

der serologischen Untersuchungen. Magnus und Friedenthal, Dungen, Hirschfeld und Lichtenstein haben konsequent diese Methode angewandt, um die Beziehungen zwischen Individuen einer oder verschiedener Arten, Unterarten oder Spezies nachzuweisen. Diese Bemühungen sind von Dungen und Hirschfeld für den Menschen in ein System gebracht worden, aus dem klar wird, daß gleichaussehende Vertreter derselben Art doch verschiedene serologische Differenzen zeigen können. Gegen die serologische Methode läßt sich natürlich einwenden, daß diese Nachweise des Individual-Differentials mit Hilfe von toten Körpersäften gewonnen werden, daß also das Lebende, das uns ja in jeder biologischen Methode gegenwärtig sein sollte, hier durch Enzyme, Abbau- oder Absterbeerscheinungen der lebenden Substanz ersetzt wird. Neuerdings hat man auch versucht, die Verwandtschaftsbeziehungen mit Hilfe der Methode der Explantation zu definieren. Wachstum einer bestimmten Zellart in autologem, homologem und heterologem Medium soll Verwandtschaftsbeziehungen aufdecken. Hierzu sind fast immer embryonale Zellen oder Tumorzellen benützt worden.

Es lassen sich sofort zwei Einwände machen. Wachstum *in vitro* ist nur möglich mit Hilfe von Embryonalstoffen. Sind diese Embryonalstoffe reichlich in dem eingepflanzten Stücke enthalten, so kann ein Wachstum in heterologem Medium vorgetäuscht werden, daher sind die Experimente mit größter Vorsicht zu betrachten. Weiter muß unsere Unkenntnis der Entstehung der Tumoren uns vorsichtig machen, gerade dieses pathogene Gewebe für Nachweise der unter normalen Umständen bestehenden Verwandtschaftsbeziehungen zu benutzen.

Noch viel weniger brauchbar sind die Experimente, die zum Nachweis des Individual-Differentials die embryonale Transplantation oder sogar die Bastardierung nehmen. Ei und Embryo in den verschiedensten Klassen der lebenden Organismen zeigen zu verschiedenen Zeiten das Auftreten des Individual-Differentials. So ist es bei Anuren nur schwach im larvalen Stadium entwickelt und ist erst völlig nachweisbar nach der Metamorphose. Dagegen läßt sich im menschlichen Embryo schon im 2. Monat ein Individual-Differential nachweisen. Das Individual-Differential eines Menschen und eines Insektes ist in seiner Stärke verschieden. Insekten können Teile ihres Orga-



nismus noch im erwachsenen Zustande homoplastisch austauschen, ohne daß Abwehrreaktionen des Organismus auftreten, während beim Menschen nur autologes Vertauschen von Organen Erfolg hat. Diese kurzen Andeutungen zeigen, daß das Individual-Differential ein Faktor ist, der im Laufe der Individual-entwicklung entsteht, der durch verschiedene Abwehrrerscheinungen sich äußern kann, und der je nach seiner, dem speziellen Individuum zukommenden Stärke, Eingriffe in die „Ganzheit“ duldet oder einen Widerstand entgegensetzt, dessen Vererbungs-weise bestimmbar sein wird und der uns wichtige Aufschlüsse über die Verwandtschaftsbeziehungen der Organismenreihe geben kann.

---

# Modifications of the sex-ratio through a sex-linked semi-lethal in *Drosophila melanogaster*.

(Besides notes on an autosomal section deficiency)

by **Otto L. Mohr.**

(Anatomical Institute, Christiania University, Norway.)

An important result of the breeding work on *Drosophila* has been the demonstration of the relatively frequent occurrence of recessive lethal genes. A lethal gene causes the death of the individual in which it is present, provided its effect is not counteracted by the action of the corresponding normal allelomorph. If such a gene is sex-linked it will accordingly kill any male which receives it. A series of cases in which the sex-ratios showed marked deviations from the usual approximate equality have been shown to be due to the presence of sex-linked lethal genes (Rawls, Morgan, Bridges, Stark a. o.).

The most common type of modification of the sex-ratio is the  $2\text{♀} : 1\text{♂}$  ratio which occurs among the offspring of females heterozygous for a single sex-linked lethal. But if in a female which in one X carries a lethal, an additional sex-linked lethal gene arises through mutation, then as first worked out by Morgan, ('14b), still higher sex-ratios are produced. If both lethals are located in the same member of the X-chromosome pair, then not only half of the non-crossover males but also all the males resulting from a crossing-over between the two lethals are killed. The longer the distance between the two lethals, the more males are accordingly eliminated. Conversely, if the two lethals are located in opposite members of the pair, then the only surviving sons will be those resulting from a crossing-over between the two lethals. Accordingly, if the two lethals are very close together, almost only females are produced, while if they are far apart a correspondingly high number of males (cross-overs) will survive. The actual ratio observed when two lethals are present will in other words lie between  $2\text{♀} : 1\text{♂}$  and  $2\text{♀} : 0\text{♂}$  and depend in each case upon the distance between the two lethals and upon whether they are in the same member of the X-chromosome pair or in opposite members.

At present about 50 sex-linked lethals are known in *Drosophila melanogaster*. Some of them are gametic lethals, they kill the eggs or the sperm, others are zygotie, i. e., they affect the embryo, the larvae or the imago. Very occasionally males carrying a sex-linked lethal may survive. Thus Miss Stark found ('15) that males which received the lethal SD sometimes lived long enough to hatch. These lethal-carrying males were extremely feeble and died almost immediately. No anatomical defect to which their extreme feebleness could be attributed could be detected. As other instances may be mentioned lethal 2 (Morgan, '14a) and lethal 19. In the latter case the writer obtained 2 surviving lethal-carrying males in a total of 2402 males. The males which had received the lethal 2 or the lethal 19 genes showed slight abdominal alterations and were sterile. In the case of lethal 10 Bridges found ('17) that the lethal-carrying males which occasionally come through as pale-colored dwarfs were fertile and consequently transmitted to their daughters the power of producing only half as many sons as daughters. Bridges took advantage of this fact and by mating a lethal 10 dwarf to a female heterozygous for another sex-linked lethal, lethal 12, whose locus is extremely close to the locus of lethal 10 produced females which were incapable of producing any sons except the rare dwarfs, although producing 200—300 daughters.

The mutant here to be described belongs to this class of sex-linked „semi-lethals“. The exceptionally surviving lethal-carrying males are fertile. Also females which were made homozygous for the mutant gene survived in a small percentage of cases, and these surviving females were fertile. As will be demonstrated, it is therefore possible by aid of this mutant gene to produce a series of different sex-ratios, viz. an approximate  $2\text{♀} : 0\text{♂}$  ratio, a  $2\text{♀} : 1$  ratio as well as a  $1\text{♀} : 1\text{♂}$  ratio.

### Occurrence and description of chlorotic.

The mutant in question occurred in an experiment made in order to locate a mutant eye-character gene, glass, which was found (Febr. 13, 1919) in the so called Sable-duplication stock. Preliminary experiments had shown that this gene was located in the III chromosome. In a back-cross test (1716—31, Oct. 14, 1919) of females carrying in one member of the III-chromosome pair the dominants Dichaete (at 40,4) and Hairless (at 69,5)

and in the other the glass gene, to glass males, 620 cross-overs between *D* and *gl*, and 249 between *gl* and *H* were obtained in a total of 3739 flies. In an analogous back-cross test involving the recessive spineless (at 58.5) and the dominant Delta (at 66.2) 35 cross-overs between *ss* and *gl* and 41 between *gl* and  $\Delta$  were obtained in a total of 1211 flies (2018—33, Febr. 18, 1920). Based on these data the glass locus is at 62.8, as calculated in relation to the *H* and the *ss* loci.<sup>1)</sup>

In culture 1723 of the Dichaete Hairless back-cross test a single Hairless male occurred (Oct. 18, 1919) which was exceptionally small, had a pale yellowish body color and very thin-textured wings. The following day the same character was observed in one of the Dichaete Hairless males. Since both these exceptional individuals were males there was reason to believe that the character was due to a sex-linked recessive mutant gene, and the males mentioned were accordingly crossed to eosin vermillion forked females. (*we*, allelomorph of white, *w*, at 1.5; *v*, at 33; *f*, at 56.5; all in the X-chromosome). Heterozygous *F*<sub>1</sub> daughters were back-crossed singly to *we v f* males with the result presented in Table 1.

TABLE 1.

*P*<sub>1</sub>; eosin vermillion forked ♀♀ × chlorotic ♂♂ ex 1723. B. C.; *F*<sub>1</sub> wild type,  $\xrightarrow[\text{we v f}]{\text{cc}}$  ♀ × eosin vermillion forked ♂♂ (In culture 1856 were used wild-type ♂♂ ex 1823 and 1825.)

Nov. 18, 1919	♀♀	♂♂										Total ♂♂
	AN	0		1	2		3	1, 3	2, 3			
	CASSES	cc	wef	+	ccvf	w <sup>e</sup>	ccf	w <sup>ev</sup>	f	wef	cc not cc	
1823	152	0	36	2	0	23	0	6	0	1	0	68
1824	192	0	42	1	1	17	1	13	0	3	2	76
1825	169 <sup>*)</sup>	2	32	2	0	16	2	6	1	5	4	64
1826	156	0	23	1	0	29	0	19	0	7	0	79
1856	135	12	19	1	1	17	3	12	0	1	16	50
Total	804	14	152	7	2	102	6	56	1	17	22	337

<sup>1)</sup> Summaries of all linkage data on glass obtained by the author are published by Bridges, C. B., and Morgan, T. H., 1923. Carnegie Pub. No. 327. It is seen from this publication that glass had previously been found by H. J. Muller.

<sup>\*)</sup> One of these, a vermillion female, was Gull (see p. 12).

If the new mutation was due to an ordinary sex-linked recessive gene we would expect half of the sons obtained in this cross to exhibit the mutant character. But a very different result was obtained. During the first days' counts only *we v f*, *we* and *we v* males appeared, and the corresponding classes were entirely missing. Thus, the test gave the impression that the mothers used in the crosses were heterozygous for a sex-linked lethal gene. Later on, however, very few males occurred which exhibited the mutant character of their grandfathers. The character was called "chlorotic" (*cc*). In all, only 22 *cc* males appeared as against 337 non-*cc* brothers, and 804 sisters. This proved that the new character was due to a sex-linked recessive which had a semi-lethal action. In most cases the gene kills the male in which it is present. But occasionally a chlorotic male may survive.

For the localization of this new gene advantage may be taken of the non-chlorotic males. It is apparent from the constitution of the different cross-over classes that the gene is located to the left of the eosin (white) locus. The wild-type male class is due to crossing-over within the *cc* — *w* distance. In all, 8 such cross-overs were obtained in a total of 337 non-*cc* males which indicates that the locus of chlorotic lies 2.4 units to the left of white. This would mean that the new gene was located to the left of the zero-point of the known X-chromosome, since the distance between yellow, which represents the zero-point, and white is only 1.5 units. This result was also confirmed in another linkage experiment in which females carrying *cc* in one X-chromosome and *we v f* in the other were back-crossed to *cc* males (Table 2). When the analogous male data from this test are included we get 18 cross-overs between *cc* and *w* in a total of 545 males, or 3.3% of crossing-over. Thus, judging from these more extensive data the *cc* locus seemed to lie still farther to the left of yellow than the first test alone indicated. That *cc* is not an allelomorph of yellow, which seemed not unlikely from the body color of the chlorotic flies, was demonstrated by crossing *y w* females to *cc* males (1903). This test gave wild-type females and *y w* males in equal numbers.

In Fig. 1 is given a picture of a chlorotic male. The body color of the mutant is a very pale greenish yellow, much like the color of young plant buds, which, having developed in the dark, are lacking chlorophyll. All the hairs and bristles are of the

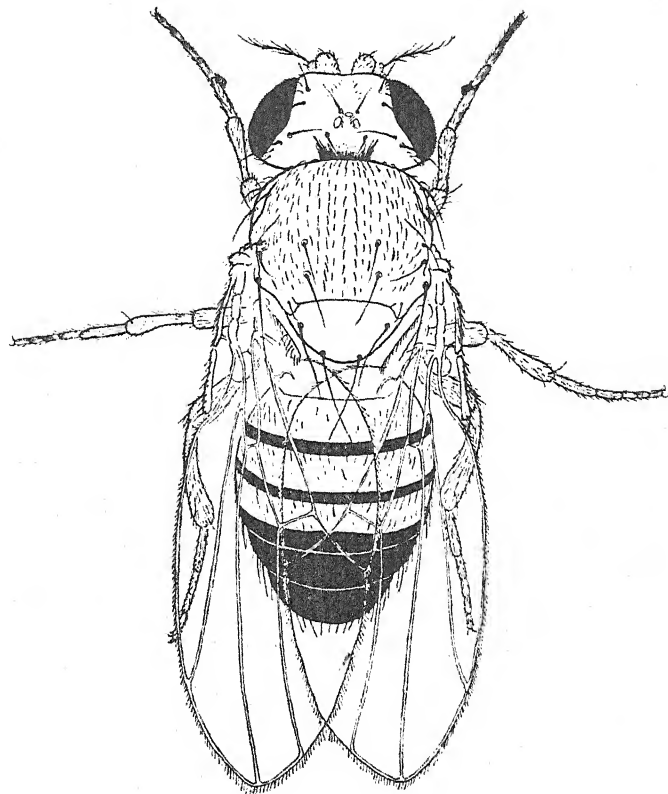


Fig. 1. Chlorotic male.

ordinary wild-type color. The small darker and hairy part of the occiput dorsal to the collum is more pronounced and darker in chlorotic than in the wild-type flies. The latter characteristic is very striking, since the dark color of this region contrasts distinctly with the pale color of the rest of the body. The wings are of a very thin texture. Their ends are pointed or in some cases slightly oblique. The anterior scutellar bristles are not infrequently doubled on one or on both sides.

The chlorotic flies are markedly smaller than wild-type ones raised in the same culture bottle. The gene kills the large majority of the males as well as of the homozygous females at the pupal stage. Numerous dead pupae are therefore found in the culture bottles. In carrying on a stock, chlorotic is handled like

an ordinary lethal. A pure chlorotic stock could be maintained only with great difficulty.

The chlorotic mutant resembles in many respects the sex-linked semi-lethal lemon, found by Miss Wallace (Morgan and Bridges, '16). But the locus of this gene was at 17.5, so the mutants are not identical or allelomorphic. It is interesting that also two other sex-linked semi-lethals, viz., spoon (Bridges, '16) and lethal 10 (Bridges, '17) apparently have exhibited somatic peculiarities very much like the one here described. Spoon also was located very close to chlorotic, since Bridges found that the locus of the spoon gene was at 0.04 to the left of yellow. Spoon and chlorotic can not have been identical, since the thin-textured wings of the spoon flies were curved like the bowl of a spoon and had an extra cross-vein. Whether they were allelomorphs could not be tested, since the spoon stock had been discarded.

#### Modifications of the sex-ratio by aid of chlorotic.

When it had been found that the occasionally surviving *cc* males were fertile it was of interest to see whether the gene had a semi-lethal action in homozygous *cc* females. This was found to be the case. In Table 2 is given the result of a back-cross

TABLE 2.

P<sub>1</sub>; eosin vermillion forked ♀♀ × chlorotic ♂♂ B. C.; F<sub>1</sub> wild-type,  $\frac{cc}{we \vee f}$ , ♀ × chlorotic ♂♂.

Dec. 11, 1919	♀♀	♂♂									
		0	1	2	3	1,2	1,3	2,3	Total ♂♂		
	cc not cc	cc we v f	+	cc v f we	cc f we v	v f	f	cc v we f	cc not cc		
1849	115*)	5 43	5	2 26	5 10	0 0	0 0	0 6	12	90	
1869	17 53	6 24	1	1 14	1 7	1 0	1 0	1 2	9	49	
1878	13 73	4 27	2	1 25	0 13	0 1	0 1	0 1	5	69	
Total	271	15 94	8	4 65	6 30	1 1	1 1	1 9	26	208	

test of females heterozygous for *cc* to *cc* males. As seen from the table (1869, 1878) also a certain percentage of the homo-

\*) not separated.

zygous *cc* females survived. Further tests proved that these females were fertile.

Thus, it was clear that we had in the chlorotic gene a means of modifying the sex-ratio in different ways, as may be illustrated through the following tests in which *cc* is the only mutant gene involved. By crossing heterozygous *cc* females to unrelated males a 2 ♀ : 1 ♂ ratio is obtained (Table 3). The comparatively high number of *cc* males in 2696 is due to the fact that this culture

TABLE 3.

Offspring produced by ♀ heterozygous for chlorotic × unrelated ♂♂.

June 10, 1922	wild-Type ♀♀	wild-Type ♂♂	chlorotic ♂♂
2696	138	85	24
2700	105	41	2
2701	87	53	2
2736	16	3	3
Total	346	182	31

was kept in the incubator at 25°, in contrast to the other cultures which were kept at room temperature. When only the latter three cultures are counted the sex-ratio is 208 ♀ : 104 ♂. When the data from all the different linkage tests, in which females heterozygous for *cc* were outcrossed, are included, we get 5998 ♀ : 3038 ♂.

When females heterozygous for *cc* are back-crossed to *cc* males (Table 4), the result is that about as many of the daughters

TABLE 4.

Offspring produced by ♀ heterozygous for chlorotic × chlorotic ♂♂.

Sept. 8, 1921	wild-type ♀♀	chlorotic ♀♀	wild-type ♂♂	chlorotic ♂♂
2718	60	29	38	30
2732	66	40	49	27
2733	19	10	27	9
2753	35	18	36	20
Total	180	97	150	86



die as of the sons. We get accordingly an ordinary 1 ♀ : 1 ♂ sex-ratio, in spite of the fact that a semi-lethal gene is acting. Thus, in Table 4 the ratio is 277 ♀ : 236 ♂. If the data from Table 2 are included we get 548 ♀ : 470 ♂.

By crossing homozygous *cc* females to unrelated males we have a means of producing an approximate 2 ♀ : 0 ♂ ratio. In this case all the daughters will survive since they are only heterozygous for the semi-lethal while the large majority of the sons will die since they all receive an X-chromosome containing the semi-lethal gene (Table 5). It is apparent that the very low male number in 1934, Table 5, is due to the fact that this culture was

TABLE 5.

Offspring produced by homozygous chlorotic ♀ × unrelated ♂♂. In Culture 1934 three chlorotic females were used.

Dec. 8, 1919	wild-type ♀♀	chlorotic ♂♂
1934	212	12
2716	88	28
2717	67	12
2751	20	5
Total	387	57

a mass culture. The three remaining cultures were pair cultures kept in the incubator at 25°. It will be noticed that the percentage of surviving *cc* flies varies somewhat in the different cultures. This is due to the culture conditions. By crowding (mass cultures), by too high or too low temperature it was possible to reduce the number of surviving *cc* flies intentionally. Thus, it can not be doubted that by creating unfavorable culture conditions it would be possible to obtain from this mating only female offspring and no sons. This situation is actually established during the first days' counts, since the *cc* flies emerge later from the pupal cage than do their wild-type brothers or sisters.

In Table 6 is finally given the result of individual crosses of homozygous *cc* females to *cc* males. The number of flies obtained is relatively small, and quite a few such cultures failed

TABLE 6.

Offspring produced by homozygous chlorotic ♀ × chlorotic ♂♂.

Jan. 1, 1920	chlorotic ♀♀	chlorotic ♂♂
1902	2	2
1904	23	26
2731	36	40
2750	6	8
Total	67	76

entirely to give any offspring, in spite of the fact that pupae were present in the bottle. The 1 ♀ : 1 ♂ sex-ratio obtained in this mating demonstrates that the gene has about the same degree of lethal effect in the females as in the males.

It has been demonstrated that by aid of the semi-lethal gene here described the following sex-ratios may be produced: a 1 ♀ : 1 ♂ ratio, a 2 ♀ : 1 ♂ ratio and an approximate 2 ♀ : 0 ♂ ratio. This result has practical bearing in the following respect. It is a well known fact that the mutants which represent the most marked deviations from the wild-type, *i. e.*, which show the most extreme external character-changes, in general have the lowest viability. But numerous cases are also known in which mutants which show a high degree of inviability exhibit very slight external changes. Thus, for instance, in case of the lethal 19 gene mentioned in the introduction, the two surviving lethal-carrying males which were obtained in a total of 2402 males only manifested very slight abdominal abnormalities which might easily have been overlooked. It is very well thinkable that a semi-lethal gene of the type here described may not cause typical somatic characteristics by aid of which the mutants may be separated from the wild-type flies. If such a sex-linked semi-lethal gene should arise through mutation and spread in a certain stock one would in matings from such a stock obtain the most puzzling results as far as sex-ratios are concerned, results which at first view would be very hard to explain.

### Linkage test involving the chlorotic gene.

The preliminary linkage tests seemed to indicate that the locus of the *cc* gene was to the left of yellow, the zero-point of the X-chromosome. In order to calculate the location more accurately *cc* females were crossed to males carrying the following sex-linked genes, scute (*sc*; at 0.0), broad (*br*; at 0.6), eosin (*we*; at 1.5), echinus (*ec*; at 5.5), ruby (*rb*; at 7.5) and forked (*f*; at 56.5). The heterozygous daughters were outcrossed singly with the result presented in Table 7. — The preliminary tests had given 3.3% of crossing-over between *cc* and *we*. Since the eosin locus is at 1.5 we expect to get  $3.3 - 1.5 =$  about 2% of crossing-over between *cc* and *sc*, since the latter gene lies at the zero-point of the X-chromosome. The male single crossover classes resulting from a crossing-over within this distance will be either wild-type or *cc sc br we ec rb f*. Males of the constitution last mentioned would be expected to die, since the semilethal would here be combined with a whole series of mutant genes, a relation which would still more lower the viability of the *cc* flies. In contrast to what might have been expected, not a single wild-type male occurred in a total of 839 non-*cc* males. But in Culture 1885 one *cc* male survived which was in addition *br we ec rb f*. This male had no bristles on the scutellum, while the postvertical bristles on the head were present. The mutant scute is characterized by the absence of scutellar bristles, especially the posterior ones, and also by the absence of the postverticals. Though the latter characteristic is a very good one the writer has later observed quite a few scute flies in which one or both postverticals were present. The male mentioned is therefore classified as being also *sc* and accordingly represents a crossing-over between *cc* and *sc*. The fly was extremely weak and the attempt to check the correctness of the classification by testing failed. The individual died without leaving any offspring.

The result of this test showed that *cc* must be located very close to the left of the zero-point of the X-chromosome, much closer than expected from the preliminary linkage experiments. A calculation of the different percentages of crossing-over between the other mutant genes present in the test gave higher values than expected from the corresponding map distances. When the result of this test is compared with the one obtained in the preliminary linkage experiments, it is apparent that here also

TABLE 7.

F<sub>1</sub>: chlorotic ♀♀ × scute broad eosin echinus ruby forked ♂♂. F<sub>1</sub> wild-type,  $\frac{ce}{sc} \frac{br}{we} \frac{ec}{rb} f'$ , ♀ × wild-type ♂♂ from stock.

Dec. 12, 1919	♀♀	♂♂											Total ♂♂	not ec			
		0	1	2	3	4	5	6	3,6	4,6	5,6						
		sc br we ec rb f	cc sc br we ec rb f	cc br we ec rb f	cc we ec rb f	cc sc br we ec rb f	cc br we ec	sc br we ec rb f	cc br we ec rb f	sc br we ec f	cc						
1883	108	3	26	0	0	0	0	3	2	0	2	3	17	0	6	50	
1884	119	1	27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0	4	47	
1885	135	1	29	0	0	0	0	1	2	0	2	0	21	0	8	58	
1886	137	7	21	0	0	0	0	0	1	0	1	0	27	0	22	55	
1887	120	11	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21	0	13	44	
1888	116	11	32	0	0	0	0	1	3	0	1	0	17	0	23	54	
1889	104	7	11	0	0	0	0	1	1	1	3	0	14	0	29	61	
1890	143	6	29	0	0	0	0	2	1	1	1	1	27	0	16	61	
1891	128	4	33	0	0	0	0	1	2	0	0	0	22	0	7	63	
1892	142	17	34	0	0	0	0	0	3	0	0	0	22	0	19	60	
1893	136	13	23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23	1	25	51	
1894	100	4	14	0	0	1	0	1	1	0	2	1	11	0	37	37	
1896	110	4	24	0	0	0	0	0	3	1	0	0	16	0	21	57	
1897	129	19	32	0	0	0	0	0	1	0	1	0	36	1	74	74	
1898	120	2	24	0	0	0	0	3	0	0	1	0	11	1	32	32	
1899	102	6	21	0	0	0	0	0	0	0	1	2	4	0	4	42	
1901	70	1	14	0	0	0	0	0	1	0	0	1	8	0	2	25	
Total	2019	120	411	1	2	3	1	14	7	28	7	16	89	340	2	233	839

the *cc* — *we* distance is in some of the cultures markedly higher than we would expect. The eventuality was therefore considered that the *cc* chromosome contained a gene which causes an increase in crossing-over near the left end of the X-chromosome. Some selection experiments from cultures which had given especially high percentages of crossing-over were started, and the following linkage test was also arranged in such a way that not only the left end but also the rest of the X-chromosome might be controlled. However, it turned out that the deviations, if not merely due to chance variation, were at any rate not so marked that they were easily accessible for analysis. The further investigation as to this possible linkage variation was therefore abandoned.

Since the classification of the single male supposedly resulting from a crossing-over between *cc* and *sc* had been open to some doubt, it was necessary to increase the linkage data as to the relative position of these two loci. In Table 8 and 9 are given the result of some additional linkage experiments. Of the genes used in the experiment Table 8, two, viz., cut (*ct*) and garnet (*g*) have not previously been mentioned in this paper. They are located at 20.0 and 44.4 respectively.

As seen from these tables, 2 wild-type males occurred in a total of  $922 + 358 = 1280$  non-*cc* males. Both these males were tested. Thus, there can be no doubt that the *cc* locus is to the left of the zero-point. For the calculation of the *cc* locus the cross-over from experiment Table 7 may be added. This individual was a surviving *cc* male. In this case we can accordingly not use the non-*cc* males as total, but twice this number, or 1678. Thus, we get 3 cross-overs between *cc* and *sc* in a total of 2958 males, or 0.1% of crossing-over. The chlorotic locus is accordingly at — 0.1.

#### **An autosomal section deficiency as explanation of the homozygous lethal action of the dominant mutant Gull.**

In culture 1825 (see Table 1, p. 3) a new mutant appeared which proved to be of more than usual interest. Among the 169 females obtained in this culture one vermilion female was found (Nov. 23, 1919) which had divergent wings and bristle duplications. The fact that this single exceptional individual was a female made it probable that the character-change was due to a

TABLE 8.

P<sub>1</sub>; scute echinus cut vermillion garnet forked ♀♀ × chlorotic ♂♂. B. C.; F<sub>1</sub> wild-Type,  $\frac{cc}{sc\ ec\ ct\ v\ g\ f}$ , ♀ × scute echinus cut vermillion garnet forked ♂♂.

♂♂															Total ♂♂										
Febr. 3, 1920	♀♀  All classes	0	1	2	3	4	5	6	2,4	2,5	2,6	3,4	3,5	3,6	4,5	4,6	5,6	Total ♂♂							
		sc ec ct v f	cc ec ct v f	cc ec ct v f	cc ec ct v f	cc ec ct v f	cc ec ct v f	cc ec ct v f	cc ec ct v f	cc ec ct v f	cc ec ct v f	cc ec ct v f	cc ec ct v f	cc ec ct v f	cc ec ct v f	cc ec ct v f									
1988	106	19	30	0	0	2	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	40					
1989	120	30	18	0	0	3	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	71				
1990	134	18	22	0	0	2	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	44				
1991	114	22	26	0	0	2	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	3	49				
1992	163	26	31	0	0	2	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	9	60				
1993	130	31	22	0	0	4	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	39				
1994	117	22	42	0	0	3	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	0	3	
1995	161	42	42	0	0	6	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	8	88		
1996	191	42	29	0	0	6	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	3
1997	150	25	45	0	0	3	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	7	8	77	
2073	224	45	26	0	0	2	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	105				
2075	160	26	36	0	0	2	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	56				
2076	169	36	45	0	0	5	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	77				
2077	158	45	45	0	0	5	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	88				
Total	2097	27	433	1	1	56	131	4	135	2	57	2	55	8	6	1	4	4	7	16	1	7	1	39	922

TABLE. 9.

P<sub>1</sub>; scute echinus ruby ♀♀ × chlorotic ♂♂. B. C.; F<sub>1</sub> wild-type,  
 $\frac{cc}{sc \quad ec \quad rb}$ ; ♀ × scute echinus ruby ♂♂.

July 25, 1922	Temales						Males										
	0 + 1		2		3		0		1	2	3	Total ♂♂					
	+ sc	ec	rb	sc	ec	rb	cc	sc	ec	rb	+	sc	sc	ec	cc	not	ec
2746	98	86		9	3	5	2	31	79	0	8		2		31	89	
2747	108	98		13	13	3	5	26	88	1	5		1		26	95	
2748	101	65		4	10	2	4	5	77	0	13		3		5	93	
2749	105	71		6	8	3	2	8	71	0	8		2		8	81	
Total	412	320		32	34	13	13	70	315	1	34		8		70	358	

dominant mutant gene. Tests proved that this was the case and that the gene was located in the II-chromosome. This new dominant was called *Gull* (*G*).

Preliminary linkage experiments involving the II-chromosome genes *Star* (*S*; dominant; at 0.0), *dachs* (*d*; recessive, at 29.0), and *black* (*b*; recessive; at 46.5) indicated that the *Gull* gene is located at about 10 in the II-chromosome.

The most striking somatic characteristic of the *Gull* mutant is the wing alteration. The wings are in the large majority of the *G* flies held out at a wide angle (30° — 90°) from the body. But still more reliable for the purpose of classification is a marked shortening of the distance between the two cross-veins (see Fig. 2). This shortening is absolutely constant and makes *Gull*, as concerns ease of classification, a character of first rank. Constant is also a marked thickening of the first longitudinal vein in the region corresponding to the costal cell. Very frequent are duplications of different thoracical bristles, especially the post-alars. Likewise the verticals on the head are frequently duplicated, some of them also being thickened and bent at sharp angles.

Repeated attempts to procure a homozygous *Gull* stock were unsuccessful, and it seemed therefore probable that *Gull*

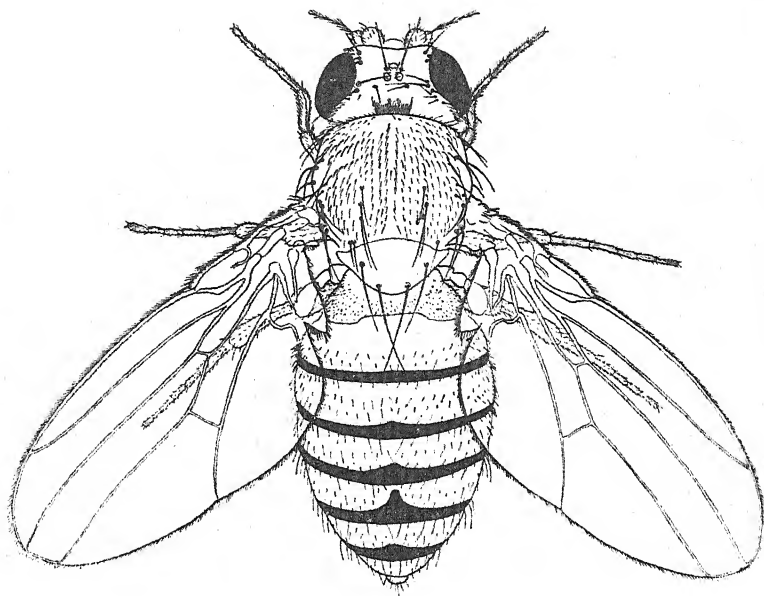


Fig. 2. Gull female.

belonged to the large group of dominant mutants in *Drosophila* which can only exist in heterozygous individuals since the gene is lethal in homozygous condition. Gull flies were accordingly mated to Star and the heterozygous  $F_1$  Star Gull flies were inbred. Star is lethal when homozygous and if this is also true of Gull we expect as a result of this mating only one large  $SG$  non-crossover class with two small cross-over classes,  $S$  and  $G$ . The experiment gave  $SG$  310,  $S$  22,  $G$  18, thus demonstrating that Gull, like Star, is lethal when homozygous.

In the meantime a new II-chromosome recessive, called *fat* (*ft*) had been found (Febr. 15, 1920), in a culture which served as stock for the sex-linked recessive mutant echinus. The stock was pure for the latter gene. The fat mutant has a broad thorax and a short, fat abdomen. The wings are broadened and the end of the wings more bluntly rounded than is the case in the wild-type fly. The distance between the two cross-veins is in addition very markedly shortened, the posterior cross-vein being also broken in a certain percentage of the flies. The alterations mentioned are all, except for the broken cross-vein,



absolutely constant. This was not true of the following characteristic which was present in the original fat flies from which the fat stock was derived. In contrast to the echinus flies in the stock bottle in which the fat mutation was found, the fat echinus individuals had two pigmented whorls on the thorax, located lateral to and midway between the anterior and posterior dorso-central bristles. These whorls looked entirely like those typical of the mutant *vortex* (*vo*), (Bridges and Mohr, '19). The latter mutant had been shown to depend upon more than one gene, the most essential among them (*vo* II), being situated at 9.6 in the II-chromosome. The vortex character is quite variable. A small proportion of the individuals, preponderantly males, fail entirely to show the character, and are somatically normal in spite of the fact that they are homozygous for the vortex genes. The vortex character present in the fat flies behaved exactly in the same way.

Through preliminary linkage tests with Star and Streak, (Sk, a II-chromosome dominant which according to the map is located at 14.0) the fat locus was found to lie at 11.4, *i. e.*, close to the Gull locus, and an experiment was accordingly started in order to calculate the relative position of Gull and fat. As a first step Gull flies were mated to fat mutants. The expectation is that this  $P_1$  mating will give Gull and wild-type progeny in equal numbers, Gull being dominant while fat is a strict recessive. The mating had, however, an entirely different and unexpected result. Day after day the  $F_1$  offspring were counted, but only wild-type and no Gull flies appeared! Finally, when the cultures grew old and the production of flies was about to stop, very few weak and more or less crippled individuals appeared which somatically as well as genetically were found to represent an exaggerated Gull-fat! compound. In a total of 1044 flies derived from the mating just mentioned 993 were wild-type and only 51 Gull-fat!

The latter are characterized by a very broad and clumsy thorax, short and broad wings and a series of bristle and hair abnormalities. Very frequently the wings are entirely deformed and only represented by a thick irregular dark prominence on both sides of the thorax. If the wings are unfolded it is found that the posterior cross-vein is broken in the large majority of the cases. As seen from the total just represented the via-

bility of these individuals is very much lowered. Tests proved that the same is true of their fertility.

The reappearance of the fat character in the heterozygous F<sub>1</sub> Gull flies could not be explained in a satisfactory way as a case of simple allelomorphism between an ordinary dominant, (Gull), and its recessive allelomorph, (fat). The extreme character changes found in the Gull-fat! compound represents a typical case of exaggeration, and, seen in connection with the other peculiarities of the Gull mutant, renders the following interpretation the more plausible one:

The dominant character Gull is not due to a gene of the common order. Its genotypical base is a deficiency, „a loss or inactivation of an entire, definite and measurable section of genes and framework of a chromosome“, (Bridges, '17), in the present case of a section located around 10 in the II-chromosome. That such a deficiency can produce a series of dominant character changes was shown by the author, (Mohr, '19, '23), in the case of deficiency-Notch 8 and by Bridges. ('21) in the case of Diminished (in haplo-IV individuals).

Since the normal allelomorphs present within the deficient section are inactivated, recessive genes situated within the corresponding region of the opposite member of the chromosome pair show pseudo-dominance (haploid manifestation). The fact that the recessive fat gene manifests itself in the heterozygous Gull individuals indicates that the fat locus is included within the deficient section. Moreover, in the case of deficiency-Notch 8 it was demonstrated (Mohr, '19) that the included genes (white, white-allelomorphs, facet, Abnormal) showed exaggeration, *i. e.*, the character changes produced by these genes when heterozygous in the deficiency-Notch flies are more extreme than the corresponding somatic alterations produced by the same genes when homozygous. The same exaggeration was found by Bridges, ('21) with respect to the IV-chromosome genes in haplo-IV (Diminished) individuals. The viability and productivity of the compounds were in the latter case also very much lowered.

Thus, it is apparent that the Gull-fat case exhibits a whole series of known deficiency-phenomena, *viz.*, dominant character changes (the Gull character); homozygous lethal effect; pseudo-dominance of included recessives (fat); exaggeration, heavy mortality, and low productivity of the compounds.

In the first case of deficiency Bridges had also demonstrated ('17) that crossing-over was suppressed or eliminated within the affected chromosome section. The same was true in deficiency-Notch 8, where the region from which crossing-over was entirely eliminated had an extent of 3.8 units, while the linkage relations in the rest of the X-chromosome were normal. This elimination of genes and of crossing-over from the deficient section results in a shortening of the genetic chromosome by an amount equal to the length of the deficient region. Could an analogous shortening also be demonstrated in linkage tests involving Gull?

In order to answer this question tests were arranged which had as their object to find out, whether the genes Star and Streak, which are located respectively to the left and to the right of Gull, are brought closer together when this mutation is present. Since Streak is somewhat variable in its expression it was regarded as necessary to arrange special control experiments with Star and Streak and not only depend upon the map values. In the latter were used the genes Star fat Streak and Star dumpy Streak respectively. The gene dumpy is mentioned below. It should be added that the experiments involving Gull were made in such a way as to balance the somewhat lowered viability of the Gull flies. In Table 10 are summarized the results of these tests.

TABLE 10.

Loci	Total	Crossovers	Percent
Star Gull	6538	635	9.4
Gull Streak	6825	220	3.2
Star Streak			12.6
Star fat	2442	239	9.8
fat Streak	1115	38	3.4
Star Streak			13.2
Star dumpy	2196	235	10.7
dumpy Streak	575	20	3.5
Star Streak			14.2



Thus, it was clear that the vortex character of the original fat flies was due to an independent recessive gene situated closely to the right of the fat locus. As calculated from the data so far available the distance between the two is about 1 unit. The vortex gene belongs to the series of multiple allelomorphs mentioned, while the fat gene except for the close linkage, has no special relation to them.

Summing up, we find accordingly: The genic base of the dominant Gull mutation is a section deficiency extending from 9.4, *i. e.*, from closely to the left of the fat locus (9.8) to a point closely to the left of the locus of the vortex-allelomorphs. The latter locus is situated about 1 unit to the right of fat. Thus, the fat locus is included within the deficient section, fat accordingly showing pseudo-dominance in the F<sub>1</sub> Gull flies; the vortex locus is non-included, being situated to the right of the deficient section. The vortex-allelomorphs have therefore no visible effect in heterozygous condition in the F<sub>1</sub> Gull individuals.

This case represents the first in which it has been possible to demonstrate that the homozygous lethal effect of a seemingly ordinary autosomal dominant is due to the fact that the dominant character change has as its base a section deficiency and not a gene of the common order. In this respect the results obtained fulfill the following prediction uttered in connection with a preliminary description of the deficiency-Notch 8 case: „It may very well be that some of the not-sex-linked cases of this type (dominants that are lethal when homozygous) are also due to deficiency.“ Mohr, '19.)

Finally the following point should be mentioned. Muller has demonstrated that the different vortex-allelomorphs just spoken of behave as though they are allelomorphic to the dominant II-chromosome mutant Truncate. This dominant too, is lethal when homozygous. The question accordingly arises, whether this dominant is not also due to a section deficiency in the corresponding region of the II-chromosome, but extending far enough to the right so as to also include the vortex locus. We know from the different deficiency-Notch cases, that a deficiency in a special region of a chromosome may be of recurrent nature, but differ in length in the different cases (Mohr, '19, '23). According to information obtained from Muller, this investigator has in his analysis of the vortex-allelomorphs, soon to be published, also con-

sidered the eventuality mentioned above. It would under these conditions be of foremost interest to be able to cross Gull and fat to Truncate. Since a Truncate stock was until recently not available this test could not be carried out. However, I have just now received a Truncate stock from Dr. Morgan, and am going to carry out this analysis, the results of which shall be given later when the analysis of the Gull-fat case has been completed.

### Summary.

1. A recessive sex-linked semi-lethal mutation chlorotic (*cc*), has been described.

2. The *cc* gene kills the large majority of the chlorotic males as well as of the homozygous females. The exceptionally surviving chlorotic individuals are fertile.

3. By aid of this gene it was therefore possible to produce a series of modifications of the ordinary sex-ratio. By arranging the crosses involving *cc* in different ways, the following sex-ratios were produced: a 1 ♀ : 1 ♂ ratio, a 2 ♀ : 1 ♂ ratio, as well as an approximate 2 ♀ : 0 ♂ ratio. The practical bearing of this result has been briefly considered.

4. It was demonstrated through linkage tests that the *cc* gene is located at. — 0.1 in the X-chromosome, i. e., 0.1 unit to the left of yellow, which gene represents the zero-point of the X-chromosome.

5. In connection with the description of the occurrence of chlorotic, linkage data on the location of a III-chromosome recessive, glass (*gl*) are given.

6. In one of the linkage experiments involving chlorotic a new II-chromosome dominant Gull (*G*) occurred. This mutation is lethal when homozygous. Tests indicated that Gull is not due to a gene of the common order. Its genotypical base is a section deficiency, located at about 10 in the II-chromosome. The gene of a new recessive mutation fat (*ft*) was found to be included within the deficient section.

7. A preliminary account of the investigation of this deficiency case is given. The case represents the first in which it was possible to demonstrate that the homozygous lethal effect of a seemingly ordinary not-sex-linked dominant is due to an autosomal section deficiency.

### Literature cited.

1. Bridges, C. B., 1916, a. Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity. *Genetics* 1:1—163.
  2. — 1916, b. The elimination of males in alternate generations of sex-controlled lines. *Anat. Rec.*, Vol. 11, (1916—17):504.
  3. — 1917. Deficiency. *Genetics* 2:445—465.
  4. — 1921. Genetical and cytological proof of non-disjunction of the fourth chromosome of *Drosophila melanogaster*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, Vol. 7:186—192.
  5. — and Mohr, O. L., 1919. The inheritance of the mutant character „vortex“. *Genetics* 4:283—306.
  6. Mohr, O. L., 1919. Character changes caused by mutation of an entire region of a chromosome in *Drosophila*. *Genetics* 4:275—282.
  7. — 1923. A genetic and cytological analysis of a section deficiency involving four units of the X-chromosome in *Drosophila melanogaster*. *Zeitschr. f. ind. Abst. Vererb.* 1. XXXII: 107—232
  8. Morgan, T. H., 1914, a. Two sex-linked lethal factors in *Drosophila* and their influence on the sex-ratio. *Jour. Exp. Zool.*, Vol. 17:81—122.
  9. — 1914, b. A third sex-linked lethal factor in *Drosophila*. *Ibid.* Vol. 17:315—324.
  10. — and Bridges, C. B., 1916. Sex-linked inheritance in *Drosophila*. *Carnegie Inst. Wash. Pub. No.* 237:1—87.
  11. Stark, M. B., 1915. The occurrence of lethal factors in inbred and wild stocks of *Drosophila*. *Jour. Exp. Zool.*, Vol. 19:531—538.
-

# Über bestimmte gerichtete Variation von Erbfaktoren.

Von **Emil Witschi** (Basel).

## I.

Nachdem im letzten Jahrzehnt durch die Erfolge der Erbgang eine weitgehende Aufklärung über die Struktur des Lebes der Organismen geschaffen wurde, wendet sich nun das Interesse wieder in stärkerem Maße den Fragen der Konstitutionsveränderung und im Zusammenhang damit den phylogenetischen Problemen zu.

Durch die alten Phylogenetiker ist allerdings eine reiche Fülle von Material zusammengetragen worden, das ihren Evolutionstheorien zur Grundlage dienen konnte. Aber bis heute besitzen wir nur ganz unzureichende Kenntnisse über Reihen, die nach erbanalytischen Methoden geprüft oder experimentell gewonnen wurden und als Stücke von Artbildungsprozessen betrachtet werden dürfen. Es ist in den letzten Jahren gezeigt worden<sup>1)</sup>, daß durch Ausfall oder Addition ganzer Chromosomen neuartige Formen entstehen können. Doch unterliegt es kaum einem Zweifel, daß solche Neubildungen für die Phylogenie keine wichtige Rolle spielen.

Mehr Aufschluß über die allgemeinen Prinzipien der Artveränderung kann von den Genmutationen erwartet werden, wie sie besonders häufig in den *Drosophilakulturen* zur Beobachtung gelangten<sup>2)</sup>. Man darf jedoch nicht übersehen, daß die bis-

<sup>1)</sup> Ernst, A.: Chromosomenzahl und Rassenbildung, Vierteljahrsschrift d. Natforsch. Ges. Zürich. 67. 1922. Dort die ältere Literatur Blakeslee, A. F.: Variations in *Datura* due to changes in chromosome number. Amer. Naturalist. 56. 1922. — and Belling, J.: The assortment of chromosomes in triploid *Daturas*. Ebenda.

<sup>2)</sup> Von im laufenden Jahr erschienenen Arbeiten sind hier zu erwähnen: Muller, H. J. Mutation. Eugenics, Genetics and Family, 1: 1923. Morgan, T. H.: The bearing of mendelism on the origin of species. The Scientific Monthly. 16. 1923.



herigen ca. 400 Mutanten durchwegs eine herabgesetzte Lebensfähigkeit besitzen, so daß sie sich unter natürlichen Bedingungen nicht erhalten könnten. Sie stellen vielmehr den Weg der Degeneration, als den der Evolution dar. Wie Muller vermutet, mag das darin begründet sein, daß in allen diesen Fällen die Mutationsschritte zu groß sind, so daß das Gleichgewicht im Organismus gestört wird. Es ist denkbar, daß durch Häufung kleinerer Abänderungen, die einzeln der Beobachtung leicht entgehen, neue Arten entstehen können. Doch fehlen hier noch sichere Tatsachengrundlagen.

Unter meinen vielen Bastardierungsreihen von Grasfröschen befinden sich zwei, die für die Artbildungsfragen von Interesse sind, namentlich wenn sie im Zusammenhang mit den Resultaten der genetischen Analyse der Lokalrassen und im Rahmen der sexuellen Differenzierungserscheinungen überhaupt betrachtet werden. Ihrer Mitteilung mögen noch einige allgemeinere Erörterungen vorausgeschickt sein.

## II.

Wenn wir den Artbildungsfragen näher treten wollen, so sind wir auch heute noch darauf angewiesen, neben direkt beobachteten oder experimentell erzeugten Mutationen auch die in der Natur bereits vorliegenden in Betracht zu ziehen und der Analyse zu unterwerfen. Beträgt doch nach Muller die „Lebensdauer“ eines Gens im Durchschnitt etwa 2000 Jahre! Wenn auch einzelne Gene häufiger mutieren („bar eye“ z. B. etwa alle 65 Jahre), so ist doch klar, daß hier noch keine Aussicht besteht, in einer Kultur eine eigentliche Evolutionsreihe verfolgen zu können.

Von den in der Natur gefundenen Mutationsgruppen interessieren nun insbesondere jene, die eine lineare Anordnung zeigen. Sie sind offenbar für die Artbildung von ganz besonderer Bedeutung. Entwicklungslinien mit konstanter Richtung können nun auf verschiedenen Wegen zustande kommen. Es ist kaum zu bezweifeln, daß sie oft durch Selektion aus richtungslosen Mutationen hervorgehen. Aber es gibt auch primär orthogenetische Mutationsgruppen. Muller weist darauf hin, daß wiederholte Mutationen am selben Gen meistens eine bestimmte Richtung bevorzugen. So in den „white eye“ und „bar eye“ Serien von *Drosophila*. Die Glieder orthogenetischer Reihen werden wohl immer quantitative Unterschiede zeigen, oder doch auf quantitativen Veränderungen in den Genen beruhen.

Bestimmte Mutationsrichtungen können nun ausschließlich im Gen selber bedingt sein, oder aber durch Außenfaktoren ausgelöst werden. Ersteres wird vielleicht der Fall sein bei schrittweise sich folgenden Verlustmutanten, wie sie von *Drosophila* bekannt sind. Ihre Unabhängigkeit von Außenfaktoren scheint allerdings noch nicht erwiesen. Die Konstanz der Mutationskoeffizienten einiger Gene beweist vorläufig nur, daß noch keine äußeren Mutationsfaktoren in die Hand des Experimentators gefallen sind, nicht aber, daß es überhaupt keine gibt.

Wenn wir in der Natur nach orthogenetischen Reihen suchen, die unter der Mitwirkung realisierender Außenfaktoren entstanden sein könnten, so müssen zunächst alle eigentlich adaptiven Gruppen ausgeschaltet werden, weil bei solchen der Anteil der Selektion ungewiß bleibt. Ein günstiges Material liefern da die melanistischen alpinen Aberrationen der Schmetterlinge. Wohl ist versucht worden, auch die melanistische Färbung als eine lebenswichtige Anpassung an niedere Temperaturen darzustellen. Der Versuch kann jedoch als nicht geglückt betrachtet werden. Goldschmidt<sup>3)</sup> nimmt zwar vom Melanismus der Nonnen (*Lymantria monacha*) an, er sei an sich bedeutungslos. Doch glaubt er, die Pigmentmutationen seien von unbekannten physiologischen Veränderungen begleitet, welche der dunkeln Form einen Selektionsvorteil geben. In einzelnen Fällen mag eine solche Koordination gewiß ausschlaggebend sein. Es kann in diesem Sinne auch auf die Untersuchungen von Pearl über die Lebensdauer von *Drosophilamutanten* verwiesen werden<sup>4)</sup>. Allgemein besteht jedoch die Beziehung nicht, wie schon aus dem gleichzeitigen Vorkommen heller und dunkler Formen am gleichen Ort geschlossen werden kann.

Im vorliegenden Falle sind zwei Momente bedeutungsvoll. Einmal besteht eine weitgehende Uebereinstimmung der alpinen mit den nordischen Abarten. Beide müssen sich unabhängig von einander, aber auf Grund gleichartiger Faktoren aus den Stammformen der dazwischen liegenden Ebene entwickelt haben. Daß diese Faktoren nicht lediglich selektionistischer Natur sind,

<sup>3)</sup> Goldschmidt, R.: Der Melanismus der Nonne, *Lymantria monacha*. Ztschr. ind. Abst. u. Vererbgs. 25. 1921.

<sup>4)</sup> Pearl, R. and Parker, S. L.: Experimental Studies on the Duration of life. *Am. Naturalist* Vol. 55, 56. 1921/22.

dafür spricht nun die Aehnlichkeit der melanistischen geographischen Rassen mit den im Temperaturexperiment erzeugten Aberrationen. Fischer konnte eine ganze Reihe natürlicher Aberrationen mit allen Besonderheiten der Färbung im Hitze- und Kälteversuch aus ihren Stammformen heraus erzeugen.

Entscheidend ist nun die Frage der Erbllichkeit. Weismann stellte fest, daß die aus Davos stammende Var. *bryoniae* von *Pieris brassicae* auch in Freiburg als melanistische Form schlüpft. Ebenso hat Pictet<sup>5)</sup> gefunden, daß manche Varietäten erbbeständig sind, wenn sie unter fremde Zuchtbedingungen gelangen. Doch stimmt das nicht in allen Fällen. Im Gegenteil findet oft ein mehr oder weniger weitgehendes Zurückschlagen auf die Stammformen statt. Standfuß'sche Bastardierungsexperimente ergaben, daß phänotypisch identische Aberrationen, die von verschiedenen Lokalitäten stammten, erblich verschieden waren. Die Frage der Erbllichkeit künstlich erzeugter Aberrationen ist namentlich von Standfuß und Fischer bearbeitet worden. Das prächtige Material, welches mir von Herrn Dr. Fischer in Zürich neulich demonstriert wurde, liefert den augenfälligen Beweis, daß die Kältemelanismen zu einem guten Teil auf eine normal gezüchtete Generation weiter vererbt werden können. Allerdings ist von der besonders schönen *Vanessa io* nur eine einzige Generation gezogen worden, so daß eine eigentliche Erbanalyse noch nicht möglich ist.

Wenn auch eine endgültige Beurteilung hier noch nicht möglich ist, so verleiht doch die Gesamtheit der Beobachtungstatsachen und experimentellen Befunde der Annahme einer durch Außenfaktoren induzierten Reihe von Mutationen eine bedeutende Wahrscheinlichkeit.

### III.

Eine viel umfassendere orthogenetische Reihe, in der jeder zu sexueller Fortpflanzung befähigte Organismus seinen Platz findet, stellen nun die Verhältnisse der geschlechtlichen Differenzierung dar. Das Fortschreiten dieser Reihe kann an dem durch die sexuellen Vorgänge bedingten Kernphasenwechsel abgelesen werden. Zwischen Befruchtung und Reduktionsteilung läuft die Diplophase, von der Reduktionsteilung bis zur Befruchtung die

<sup>5)</sup> Pictet, A.: La génétique expérimentale dans ses rapports avec la variation et l'évolution. Verh. Schweiz. Natforsch. Ges. 103. Bern. 1922.

Haplophase (Fig. 1). Die geschlechtliche Differenzierung geht mehrmals über beide Phasen hinweg, wie im Folgenden kurz dargestellt werden soll. — Der Prozeß beginnt bei niederen Algen und Protozoen bei morphologischer Isogamie mit einer physiologischen Differenzierung am Ende der Haplophase. Die Verhältnisse isogamer Grünalgen (*Ulothrix*, *Acetabularia*) und Braunalgen (*Ectocarpus*) sind bekannt. Besser

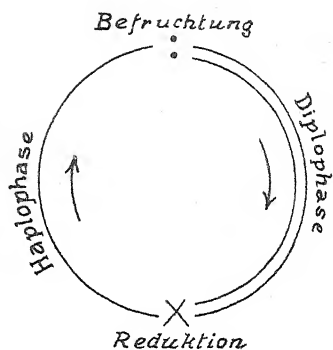


Abb. 1.

als bei Protozoen kann bei den Algen mit ihrer ausgedehnten Haplophase die allmähliche Differenzierung verfolgt werden. Bei *Pandorina* zeigen die Isogameten schon geringe Größenunterschiede und es kopulieren vorwiegend die extremen miteinander. Bei der Braunalge *Giffordia* greift die Differenzierung schon auf den Thallus über, indem in weiblichen Gametangien große, in männlichen Gametangien kleine Schwärmer gebildet werden. Weiterhin kommt es dann zur Differenzierung von Oogonien und Spermatozoiden. Auch an Thallus machen sich immer tiefgreifendere Differenzierungen geltend, bis schließlich als Endglied dieser Reihe die Haplodücie erreicht wird: die Sonderung also von weiblichen und männlichen Haplonten. In einigen Fällen scheint sie nur physiologisch bedingt zu sein und auf ein noch undifferenziertes Jugendstadium zu folgen. In andern Fällen jedoch liefert eine Sporenmutterzelle schon bei der Reduktionsteilung zwei weibliche und zwei männliche Sporen. So bei der Braunalge *Dictyota dichotoma*. Haplo- und Diplophase sind hier gleich stark entwickelt. Die Diplonten mit 32 Chromosomen pflanzen sich jedoch nur ungeschlechtlich durch sogenannte Tetrasporen fort, bei deren Bildung die Reduktionsteilung stattfindet. Von den vier Haplonten gemeinsamer Herkunft scheinen sich je zwei zu Männchen bzw. Weibchen zu entwickeln. Sicher nachgewiesen ist diese Verknüpfung der Geschlechtsdifferenzierung mit der Reduktionsteilung bei diöcischen Moosen (*Sphärocarpus*). Von Protozoen ist kein entsprechender Fall bekannt geworden. Entsprechend der kurzen Dauer der Haplophase greift bei ihnen die Differenzierung sehr bald auf die Diplonten über. Diese

ganze Entwicklung kann schon an kleinen Gruppen wie den Gregarinen verfolgt werden.

Im Pflanzenreich beginnt erst bei Pteridophyten die Aufteilung der Diplophase. Die Farne und Lycopodien sind noch Haplomonöcisten und die Schachtelhalme entsprechen etwa diöcischen Moosen (doch ist nicht ausgemacht, ob die Geschlechtsdifferenzierung an den Reduktionsmechanismus gekoppelt ist; jedenfalls ist das Geschlecht der Prothallien noch verhältnismäßig leicht zu beeinflussen). Wasserfarne, Selaginellen und Isoëtes zeigen dann die fortschreitende Differenzierung der Diplophase. Mikro- und Makrosporen — Mikro- und Makrosporangien — Mikro- und Makrosporophylle kennzeichnen die wichtigsten Stufen.

Der weitere Verlauf der Reihe führt dann über die zwittrigen Blütenpflanzen und einfachsten zwittrigen Metazoen bis zur vollständigen Sonderung weiblicher und männlicher Diplonten. Es gibt im Tierreich zweifellos eine größere Zahl paralleler Reihen, die vom primitiven Zwittertum zum Gonochorismus führen. Unter den Hydrozoen ist Hydra meist zwittrig. Bei Kolonien bildenden Formen sind die Geschlechter auf verschiedene Individuen am Stock, oder auf verschiedene Stockregionen oder schließlich auf getrennte Stücke verteilt. Erst im letzten Falle liegt richtige Diöcie vor. Ueber den genauen Zeitpunkt der Geschlechtertrennung sind wir gerade bei den Formen, welche den Uebergang zum Gonochorismus darstellen, noch wenig aufgeklärt. Vielleicht müssen die Cirripeden<sup>6)</sup> hierher gestellt werden. Ihre systematische Stellung läßt es jedoch nicht als ausgeschlossen gelten, daß sie, wie so manche anderen Metazoen, erst sekundär wieder zum Hermaphroditismus zurückgekehrt sind. Dagegen scheint nach den Untersuchungen von Baltzer<sup>7)</sup> die Bonellia hierher zu gehören. Ihre jüngsten Larvenstadien sind noch undifferenziert, bis dann physiologische Faktoren — Parasitismus bezw. freie Lebensweise — die Geschlechtertrennung herbeiführen.

Am eindeutigsten liegen die Verhältnisse bei den Chordonieren. Die Tunicaten sind ausnahmslos Zwitter. Ebenso unter

<sup>6)</sup> Krüger, P.: Studien an Cirripeden. Z. ind. Abst. u. Vererbh. 24. 1920.

<sup>7)</sup> Baltzer, F.: Die Bestimmung des Geschlechtes nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei Bonellia. Mitt. Zool. Stat. Neapel. 22. 1914.

den Fischen *Myxine* und *Serranus scriba*. Sehr häufig findet sich unter diesen noch ein rudimentärer Hermaphroditismus und neuerdings ist wahrscheinlich gemacht worden, daß physiologische Faktoren bei der Forelle die Geschlechtsbestimmung auf den frühesten Entwicklungsstadien zu beeinflussen vermögen<sup>8)</sup>. Rudimentäres Zwittertum findet sich auch noch in der Klasse der Amphibien, besonders häufig bei Kröten und Fröschen. Dagegen fehlt es als regelmäßige Erscheinung in den höheren Vertebratenklassen.

Mit der vollständigen geschlechtlichen Differenzierung der Haplo- und Diplophasen ist jedoch das Ende dieser Entwicklungsreihe noch nicht erreicht. Vielmehr geht sie nun zum zweiten Male auf die Haplophase über. Allerdings erfährt jetzt immer nur die eine Linie, meist die männliche, seltener die weibliche (Schmetterlinge und Vögel) eine sekundäre Aufspaltung. Sie führt zur Haplodandrie, beziehungsweise zur Haplodigynie. Die Haplophase ist bei allen in Betracht kommenden Pflanzen und Tieren stark reduziert. Phanerogamen bilden noch ein rudimentäres Prothallium; dagegen entwickelt sich bei den Tieren überhaupt kein haploides Soma und die Haplophase ist in der weiblichen Linie oft auf wenige Minuten zwischen Reduktionsteilung und Bildung des Befruchtungssynkaryons eingeschränkt. Dementsprechend wird die fortschreitende Differenzierung des Haplonten lediglich als Heterogamete festgestellt. Zum zweiten Male wird hier die Geschlechtsdifferenzierung mit dem Reduktionsmechanismus verbunden. Wie bei den haplodiöcischen Moosen männliche und weibliche Sporen, so werden nun bei den haplodiandrischen Phanerogamen Andromikrosporen und Gynomikrosporen gebildet, und die dispermen Metazoen erzeugen dementsprechend Androspermien und GynospERMien. Bekanntlich erhält diese Differenzierung in extremen Fällen in den Chromosomenverhältnissen auch einen morphologischen Ausdruck; die GynospERMien stimmen dann in dieser Hinsicht mit den Eiern überein.

Nur selten ist es zur Ausbildung einer weiblichen Digamete gekommen. Wir kennen sie bis jetzt nur von Schmetterlingen und Vögeln. Der Umstand, daß ganze systematische Gruppen diesbezüglich sich gleichartig verhalten, weist darauf hin, daß nicht der Zufall, sondern die konstitutionellen und vielleicht auch

<sup>8)</sup> Mršić, W.: Die Spätbefruchtung und deren Einfluß auf Entwicklung und Geschlechtsbildung, . . . A. mikr. Anat. u. Entwmech. 98. 1923.

die biologischen Eigentümlichkeiten darüber entscheiden, welchen Weg die sekundäre Differenzierung der Haplophase einschlägt.

Schließlich sind auch noch Anfänge der sekundären Aufspaltung der Diplophase vorhanden. Am besten bekannt sind die diesbezüglichen Verhältnisse bei *Dinophilus*, wo schon auf frühem Eibildungsstadium „Männcheneier“ und „Weibcheneier“ unterschieden werden können.<sup>9)</sup> Auch bei Schmetterlingen scheint eine solche Differenzierung Platz zu greifen. Seilers<sup>10)</sup> Experimente machen es zum wenigsten sehr wahrscheinlich, daß über das Geschlecht schon vor der Reduktion die Entscheidung fallen kann. Gewisse Ergebnisse der Goldschmidtschen Intersexualitäts-Experimente<sup>11)</sup> scheinen mir ebenfalls nur auf Grund dieser Annahme erklärbar.

Wir haben in dieser kurzen Uebersicht zahlreiche Seitenäste unberücksichtigt gelassen. So insbesondere die verschiedenartigen sekundären Zwitter, als deren Typus etwa die parasitische Generation des *Angio-tomum nigrovenosum* betrachtet werden kann. Sie sind in diesem Zusammenhang nicht weiter von Bedeutung.

#### IV.

Man hat Untersuchungen über physiologische Geschlechtsbestimmung oft als im Widerspruche mit der Geschlechtsvererbungs-forschung betrachten wollen. Doppelt mit Unrecht! Denn erstens ist mit der Feststellung eines Erbmechanismus über den Charakter dessen, was vererbt wird, noch nichts ausgemacht, und zweitens wissen wir jetzt, daß die Geschlechtsdifferenzierung überhaupt nur in zwei Spezialfällen mit dem Reduktionsmechanismus verknüpft ist. 1. Bei der vollständigen Haplodücie einiger Algen, Moose und Pteridophyten und 2. bei der Haplodiandrie, resp. Haplodigynie einiger Blütenpflanzen und zahlreicher Metazoen. Vererbt werden allerdings stets gewisse Geschlechtsfaktoren. So erwies sich ja der Zeitpunkt der geschlechtlichen Differenzierung immer als erblich fixiert. Aber diese Faktoren

<sup>9)</sup> Nachtsheim, H.: Zytologische u. experimentelle Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus apatris*. Arch. mikr. Anat. 93. 1919.

<sup>10)</sup> Seiler, J.: Geschlechtsschrosomen-Untersuchungen an Psychiden I. Experimentelle Beeinflussung der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung bei *Talaeporia tubulosa* Retz. A. f. Zellforsch. 15. 1920.

<sup>11)</sup> Goldschmidt, R.: Untersuchungen über Intersexualität. Z. f. ind. Abst. u. Vererbungs. 23. 1920.



werden in der Regel bei der Reduktionsteilung gleichmäßig auf die vier Tochterzellen verteilt. Der Ausnahme-Modus der ungleichen Verteilung, wie er im ersten Jahrzehnt unseres Jahrhunderts von Correns, Straßburger, Wilson u. A. bei verschiedenen Objekten entdeckt wurde, mußte allerdings eine zeitlang wie eine allgemeine Lösung des alten Sexualproblems imponieren. Die Schleip-Boverischen Untersuchungen schienen sogar die Möglichkeit zu eröffnen, auch die Hermaphroditen in den Kreis einer einheitlichen Betrachtung einzubeziehen. Während im übrigen die Weismannsche Theorie der erbungleichen Kernteilungen zerbröckelte, schien sie in diesem Falle bestätigt. Dem, der die gesamte Mannigfaltigkeit der Sexualverhältnisse in Betracht zieht, kann jedoch die Unzulänglichkeit des Prinzips nicht entgehen.

Die Frage nach der Ursache der Geschlechtsdifferenzierung ist ein Teil des allgemeinen Differenzierungs- und Determinationsproblems. Nach den entwicklungsphysiologischen Untersuchungen können wir summarisch drei Gruppen von Differenzierungsfaktoren unterscheiden: 1. Einflüsse der Außenwelt; 2. Faktoren der inneren Lokalisation (inneres Milieu) und 3. formative Stoffe, die ungleich auf die Zellen verteilt sind. Der Nachweis, daß die beiden ersten auch an der Geschlechtsdifferenzierung beteiligt sein können, ist bereits mehrmals erbracht worden.

So ist es Klebs<sup>12)</sup> schon vor dreißig Jahren gelungen, durch Kultur in verdünnter Luft oder erhöhter Temperatur bei einer monöcischen *Vaucheria* an Stelle von weiblichen Organen Antheridien zur Entwicklung zu bringen. Auf Grund seiner Erfahrungen kam Klebs zur Ansicht, „daß für die Erzeugung des weiblichen Organs eine größere Gunst äußerer Umstände herrschen muß“. Aber auch bei Gonochoristen können die Außenbedingungen Einfluß auf das Geschlecht erhalten. Oben ist bereits auf die *Bonellia* hingewiesen worden. Bei Grasfröschen können durch Temperaturfaktoren sogar die (allerdings wenig ausgesprochenen) genetischen Differenzierungen noch überwunden werden. Genetische Männchen entwickeln in der Kälte Ovarien, die erst nach der Metamorphose unter Degeneration der zahlreichen Eier sich im Hoden umwandeln. Umgekehrt verwandeln sich bei maximaler Temperatur die Weibchen in Männchen. Das eingehende mor-

<sup>12)</sup> Klebs, G.: Ueber das Verhältnis des männlichen und weiblichen Geschlechtes in der Natur (Rektoratsrede Basel), Jena 1894.



phologische und variationsstatistische Studium ergab, daß die Temperatur die trophischen Verhältnisse im Keimplasma tiefgreifend umgestaltet. In der Kälte bekommt die Stoffspeicherung, in der Hitze der Stoffabbau das Uebergewicht gegenüber dem Normalzustand. Stoffspeicherung ist aber das charakteristische Merkmal der weiblichen Geschlechtszellen und plasmatische Reduktion ein ebensolches für die männlichen.<sup>13)</sup> Es führen diese Experimente also zu einer Bestätigung der von Klebs geäußerten Ansicht.

Normalerweise spielen jedoch die Außenfaktoren keine so große Rolle wie die der inneren Lokalisation. Bei monöcischen und zwittrigen Pflanzen sehen wir stets bestimmte Beziehungen zwischen dem Geschlecht der Keimzellen und dem Ort ihrer Entstehung. Göbel<sup>14)</sup> hat sich mit ihnen eingehend befaßt und kommt zum Schluß: „Es treten also überall gemeinsame Züge hervor, die kausal offenbar bedingt sind dadurch, daß die Entstehung männlicher Geschlechtsorgane erfolgt unter Bedingungen, welche zur Bildung der weiblichen nicht hinreichen.“ Im Tierreich existieren gleiche Beziehungen. In augenfälliger Weise ist beim Pfeilwurm *Sagitta* gleichzeitig die Unabhängigkeit der Geschlechtsdifferenzierung von der Reduktionsteilung und ihre lokale Bedingtheit ersichtlich. Denn auf einem bestimmten Entwicklungsstadium liefern die paarigen Keimbahnzellen durch einfache Vermehrungsteilung eine vordere Ureizelle und eine hintere Ursamenzelle. In den Keimdrüsen der Frösche lassen sich auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen Bezirke mit verschiedenen Geschlechtstendenzen unterscheiden. Gewisse Beobachtungen über das Verhalten bestimmter Partien des Keimepithels beim Prozeß der Geschlechtsumwandlung sprechen durchaus für eine Interpretation im Sinne Göbels.<sup>15)</sup> Auch hier also sind trophische Faktoren, welche auf Ernährung, Stoffwechsel oder Stoffspeicherung der Keimzellen Einfluß erhalten, bei der Geschlechtsdifferenzierung beteiligt.

<sup>13)</sup> Witschi, E.: Vererbung und Zytologie des Geschlechtes nach Untersuchungen an Fröschen. Z. f. ind. Abst. u. Vererbungsl. 29. 1922.

<sup>14)</sup> Göbel, K.: Ueber sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. Biol. Centrbl. 30. 1910.

<sup>15)</sup> Witschi, E.: Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana temporaria*. A. f. mikr. Anat. 85. 1914. — Studien über die Geschlechtsbestimmung bei Fröschen. Ebenda, 86.

Welche Auffassung ergibt sich aus diesen Tatsachen hinsichtlich der Bedeutung der Reduktionsteilung für die Geschlechtsdifferenzierung? Wir können sie in die folgenden Sätze zusammenfassen: 1. Differenzierende Reduktionsteilungen sind für die Geschlechtlichkeit nicht allgemein charakteristisch. 2. Sie sind überhaupt nur möglich, wo bei den periodischen Verschiebungen des Zweigpunktes der Geschlechtsdifferenzierung dieser mit der Reduktionsteilung gerade zusammenfällt. 3. Die Verbindung der Geschlechtsdifferenzierung mit der Reduktionsteilung ist somit ihrer Entstehung nach eine zufällige. 4. Die geschlechtsdifferenzierende Reduktionsteilung muß in erster Linie dasselbe leisten, wie geschlechtsbestimmende Außenbedingungen oder Faktoren der inneren Lokalisation. D. h. sie sondert die physiologischen Bedingungen für die Entstehung männlicher und weiblicher Keimzellen, bzw. die entsprechenden Gene.<sup>16)</sup> 5. Erst sekundär können auch weitere „geschlechtsgebundene“ Gene die gleiche differenzielle Aufteilung erfahren.

#### V.

Beim gegenwärtigen Stand der Vererbungs- und Mutationsforschung bietet nun die Frage, wie diese ursprünglich vom Reduktionsmechanismus unabhängige Geschlechtsdifferenzierung mit diesem verbunden wird, ein ganz besonderes Interesse. Wir wissen heute noch so gut wie nichts darüber, wie dieser Prozeß im ersten Falle, beim Typus der Haplodiöcie (Moose!), abläuft. Dagegen konnte ich den Uebergang vom diplophasischen Hermaphroditismus der niederen Chordatiere zur Diandrie (Dispermie) der höheren Klassen durch die Erbanalyse der Lokalrassen der Frösche aufklären. Durch ihren rudimentären Hermaphroditismus sind die Gras- und Wasserfrösche von vorneherein als Mittelglieder zwischen den beiden Typen charakterisiert.

Die Analyse selber betreffend, sei auf die bezüglichen Publikationen verwiesen.<sup>13, 17)</sup> Das Resultat ist in der Abbildung 2

<sup>16)</sup> In diesem Zusammenhang ist der Nachweis von Bedeutung, daß bei *Rana* schon vor der Herausbildung der Männchen die Entwicklung des korrespondierenden trophischen Organs an der Wucherung der Sexualstränge zu erkennen ist. (Witschi, E.: Der Hermaphroditismus der Frösche usw. A. Entw. Mech. 49. 1921.)

<sup>17)</sup> Witschi, E.: Ueber die genetische Konstitution der Froschzwitter. Biol. Zentrbl. 43. 1923. — Ergebnisse der neueren Arbeiten über die Geschlechtsprobleme bei Amphibien. Sammelreferat in Zeitschr. ind. Abst. u. Vererblehre. 1923.

graphisch dargestellt. Die Klasse I umfaßt die typischen Hermaphroditen. Jedes Tier bildet männliche und weibliche Keimzellen. Die Männlichkeits- und Weiblichkeitsfaktoren (welche man sich im oben angeführten Sinne als Erbanlagen trophischer Systeme vorstellen muß) sind beide homozygot vorhanden ( $\frac{M F}{M F}$ ) und können sich ungestört neben einander entfalten. Klasse VI stellt das Endglied der Entwicklungsreihe dar: die reine Dispermie. Es wird nur eine Sorte von Eiern gebildet; ein jedes enthält sowohl den Weiblichkeits- als den Männlichkeitsfaktor. Dagegen gibt es nun zwei Spermiesorten, von denen nur die eine mit der Eikonstitution übereinstimmt (Gynospermien), während die andere keinen Weiblichkeitsfaktor mehr besitzt (Androspermien). Die Klassen II bis V umfassen die Zwischenglieder und zeigen den Weg, auf dem sich der disperme Gonochorismus aus dem Hermaphroditismus heraus entwickelt. Die auffälligste konstitutionelle Veränderung besteht in der schrittweisen Reduktion des Weiblichkeitsfaktors in der Reihe der Androspermien, die zum völligen Verschwinden in der sechsten Klasse führt. Hand in Hand damit geht die weniger umfangreiche Verstärkung des Weiblichkeitsfaktors der Gynospermien und Eier.

Der zeitlichen Verschiebung des Zeitpunktes der Geschlechtsdifferenzierung über die Haplophase hinweg entsprechen demnach in der Erbmasse quantitative Mutationen der Geschlechtsgene. Dieses Ergebnis steht in Uebereinstimmung mit dem Goldschmidt'schen Zeitgesetz, oder vielmehr stellt es eine Erweiterung desselben dar, da es sich über den Zeitpunkt der Befruchtung hinaus schon auf die vorausgehende Haplophase bezieht.

Eine Darstellung neuer, ausgedehnter Bastardierungsexperimente, welche die alten Untersuchungen ergänzen und bestätigen, soll demnächst veröffentlicht werden. Eine gute Bestätigung erfahren unsere Formeln auch durch die Mitteilungen von Bridges über triploide Taufiegen.<sup>18)</sup> Da bei *Drosophila* das y-Chromosom leer ist (was in Bezug auf Geschlechtsfaktoren durch die Fälle überzähliger y-Chromosomen bestätigt wird), ist sie der Klasse VI zuzurechnen. Bei den Männchen  $\frac{15M -}{15M 20F}$  ist die Differenz der Männlichkeits- und Weiblichkeitsfaktoren + 10 M; bei Weibchen

<sup>18)</sup> Bridges, C.: The origin of variations in sexual and sex-limited characters. Amer. Naturalist, 56. 1922.

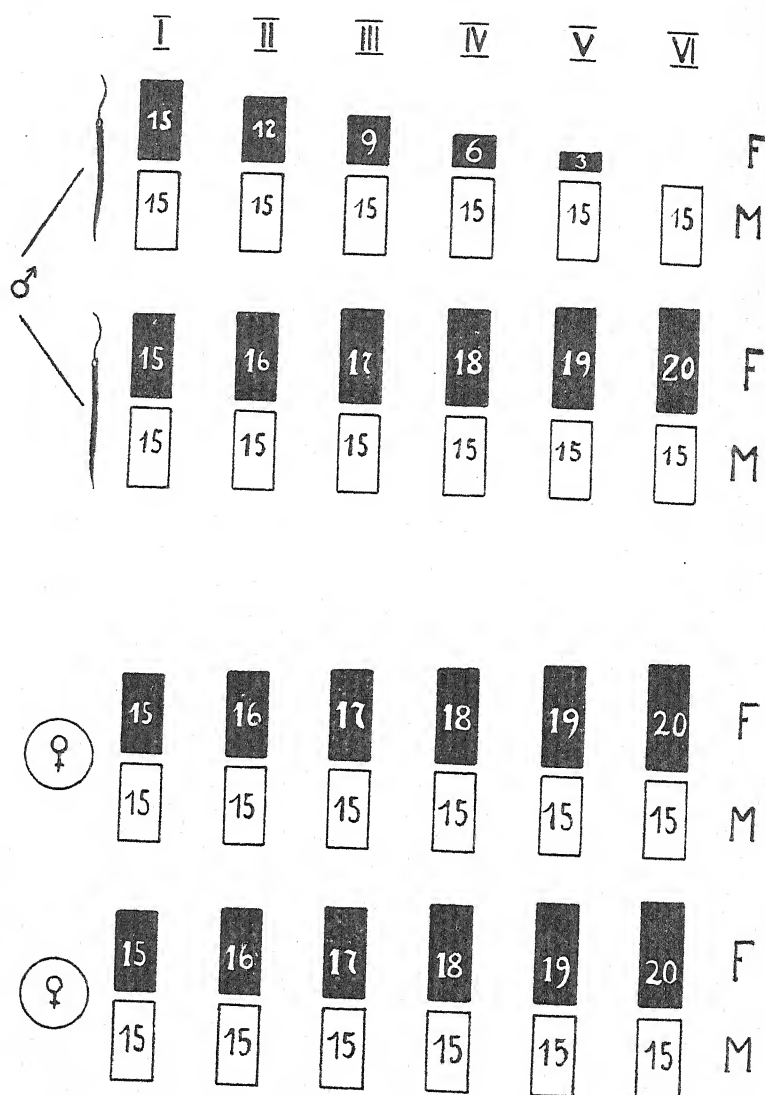


Abb. 2.

Abb. 2. Graphische Darstellung der quantitativen Verhältnisse der Weiblichkeits- (F) und Männlichkeitsfaktoren (M) in den Klassen I—VI.

Klasse I: Gleichgewicht von F und M in allen Gameten. Die Geschlechtsdifferenzierung erfolgt metagam in der Diplophase.

Klassen II—VI: Stufen der Haplodiandrie.

$\frac{15M \ 20F}{15M \ 20F}$  beträgt sie + 10 F. Triploide Fliegen mit nur zwei

x-Chromosomen besitzen dann die Kombination  $\frac{15M \ -}{15M \ 20F}$ . Die

Differenz + 5M ist hier viel kleiner als bei normalen Männchen. Es entstehen in der Tat auch keine solchen, sondern Intersexen (Zwitter) mit vorwiegend männlichem Habitus. Tiere mit solchen Kombinationen sind bezeichnenderweise recht labil in Bezug auf Geschlechtsdifferenzierung. Bridges sagt wörtlich: „In normal males and females there are high overbalances beyond the critical points, and consequently only slight genetical or fluctuating variations. But in the intersexes two overbalances in opposite directions cancel each other, and since the two sets of genes are now of almost the same weight the point of balance is between the two critical balances. Accordingly the characters of the intersex fluctuate widely with slight environmental differences.“ Die triploiden *Drosophilae* zeigen also dasselbe Verhalten, wie wir es bei normalen Fröschen zu sehen gewohnt sind: in beiden Fällen als Folge der nur geringen quantitativen Unterschiede zwischen den Männlichkeits- und Weiblichkeitsfaktoren. Es ist wahrscheinlich, daß die gleiche Beeinflussbarkeit durch Außenfaktoren auch in Kombinationen vom Typus der Goldschmidt'schen Intersexen von *Lymantria* vorhanden ist.

## VI.

Welches sind nun die Ursachen der orthogenetischen Entwicklung der Geschlechtsdifferenzierung, wie sie sich in dem der Erbanalyse unterzogenen Teilstück zeigt? Ein Einfluß der Selektion kann als ausgeschlossen gelten. Monöcische und zwittrige Pflanzen erweisen sich als eben so erhaltungsmäßig, wie diöcische. Ebenso leben oft am selben Ort streng gonochoristische Unken und rudimentärhermaphroditische Frösche und Kröten. Gelegentlich kann man sogar Frösche verschiedener Differenzierungsstufen und deren Bastarde (vgl. unten das Davoser Weibchen D) an derselben Lokalität finden. Allerdings gehören sie dann benachbarten Klassen an. In keinem Falle sind irgend welche Anzeichen dafür vorhanden, daß der eine Zustand einen Selektionsvorteil besitze.

Dagegen können sich charakteristische Beziehungen zur geographischen Verbreitung zeigen. So insbesondere bei unserem

Objekt, den Grasfröschen. In Nordeuropa (Königsberg, Riga) und in den Alpentälern sind sie in der Differenzierung weiter fortgeschritten, als in den dazwischenliegenden Ebenen. Den schwächsten Differenzierungsgrad zeigen bisher die Lokalrassen von Freiburg i. Ba., München und Breslau. Die Bonner, Berliner und Rostocker nehmen eine Mittelstellung ein. Die Elsässer erwiesen sich als gemischt aus schwach bis mittelstark differenzierten.

Wie die oben <sup>(13, 15)</sup> erwähnten Experimente ergaben, ist die Geschlechtsdifferenzierung der Frösche durch extreme Temperaturen leicht zu beeinflussen. Wir finden also hier überraschenderweise ein ähnliches Verhalten wie beim Melanismus der Schmetterlinge: Differenzierungsprozesse, die durch extreme Temperaturen verstärkt oder beschleunigt werden, erscheinen in Gebieten mit extremen klimatischen Bedingungen in gleichem Sinne abgeändert, aber als erbteste Mutationen.

Es ist anzunehmen, daß diesen parallelen Erscheinungen kausale Beziehungen zu Grunde liegen. Doch ist nicht daran zu denken, daß Hitze und Kälte direkt die entsprechenden Veränderungen an den Genen hervorrufen. Man wird vielmehr annehmen müssen, die Gene werden in beiden Fällen durch spezifische Faktoren beeinflusst. Ich habe schon früher vermutet, als solches Agens möchte die phänotypische Modifikation selber sich erweisen, beziehungsweise die chemisch-physikalische Veränderung im Organismus, für die sie selber nur ein Ausdruck ist. Zwei Versuchsreihen aus meinen Froschkulturen vermögen diese Ansicht zu stützen.

Auf Grund zahlreicher Bastardierungen erweisen sich die Freiburger Grasfrösche als zur Klasse II gehörig, die Davoser zur Klasse III. Mit Gynospermien befruchtete Eier der Freiburgerasse haben darum die Konstitution  $\frac{15M \ 16F}{15M \ 16F}$ ; Differenz

+ 2F. Entsprechende Davosereier haben  $\frac{15M \ 17F}{15M \ 17F}$ ; Differenz + 4F.

Je stärker die Weiblichkeitsfaktoren überwiegen, desto größer sind im Durchschnitt die Ovarien in einem gegebenen Zeitpunkt, z. B. bei der Metamorphose. Bei Rassekreuzungen zeigen die Temporarien ein intermediäres Verhalten (sie unterscheiden sich darin von den Esculenten, bei denen die Ovarien der Bastarde gewöhnlich unterentwickelt sind). Von dieser Regel machen je-

doch die Kombinationen mit Zwittern, wie ich sie letztes Jahr zweimal herstellen konnte, eine auffallende Ausnahme. Wie oben dargestellt, beträgt für die weiblichen Zygoten der Davoser Frösche die Differenz zwischen den Weiblichkeits- und Männlichkeitsfaktoren + 4F. Nun befruchtete ich Eier des Davoserweibchens Z mit Samen des Freiburgerzwitters f. Da dieser konstitutionell weiblich war, sollte sich die folgende Faktorenkombination bilden:  $\frac{15M}{15M} \frac{17F}{16F}$  mit einer Differenz von + 3F.

Es war zu erwarten, daß die Bastarde (Zf) kleinere Ovarien besitzen, als die reinen Davoser (Zz). Aber das Gegenteil war der Fall, die Bastardovarien waren von ganz auffallender Größe.

Die Längenmessungen geben dafür nur einen unvollkommenen Ausdruck. Charakteristischer ist die Querschnittzunahme. Doch sind da die Messungen zu umständlich, wenn ein größeres Material verarbeitet werden soll. Unsere Daten beziehen sich darum ausschließlich auf die Längen; als Maßeinheit wurde  $\frac{1}{60}$  mm gewählt. Häufig beobachtet man in der Entwicklung der beiden Keimdrüsen nicht unbedeutende Asymmetrien. Es ist sogar behauptet worden, die eine Seite eile regelmäßig der andern in der Entwicklung voraus (Eidmann, 1922). In unseren Tabellen wurden

Kultur	Keimdrüsenlängen in $\frac{\text{mm}}{60}$			Zahl der gemessenen Keimdrüsen
	links	rechts	total	
♀ Dd	69,3	71,5	70,4	156
♀ Dh	81,7	80,2	81,0	257
♀ Hd	72,1	69,6	70,8	182
♀ Hh	75,5	79,4	77,5	52
♀ Zz	79,4	80,6	80,0	209
♀ Zf	83,5	85,4	84,5	440
♂ Dd	51,0	50,4	50,7	187
♂ Hd	45,9	44,8	45,4	185
♂ Zz	54,4	45,6	50,0	20

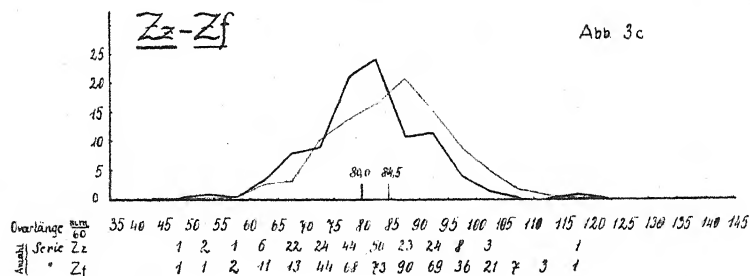
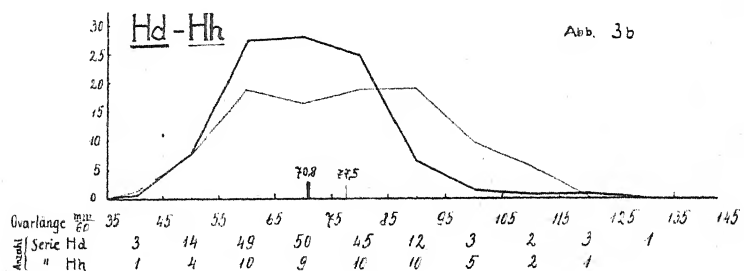
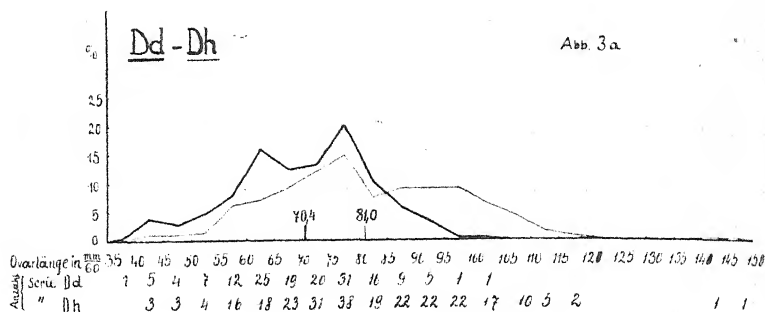


Abb. 3. Ovarlängen der Kulturen: a) Dd und Dh, b) Hd und Hh, c) Zz und Zf nach Größenklassen und in graphischer Darstellung. Mittelwerte eingetragen.



darum linke und rechte Keimdrüsen getrennt notiert. Aus der beistehenden Zusammenfassung ist ersichtlich, daß eine solche Beziehung in der Ovarentwicklung nicht besteht. Viermal sind die rechtsseitigen und zweimal die linksseitigen Drüsen die größeren. Ob dagegen die linksseitigen Hoden stets größer sind, wie es nach unseren Messungen möglich erscheint, kann nicht endgültig entschieden werden; in den Kulturen Dd und Hd sind die Unterschiede auffallend gering und Zz darf nur bedingt in Vergleich gesetzt werden, weil nur beliebig herausgegriffene zehn Tiere gemessen wurden.

Die Größe der Ovarien beträgt nun, wie aus der Tabelle ersichtlich, bei den reinen Davosern Zz  $\frac{80,0}{60}$  mm, bei den Bastarden Zf dagegen  $\frac{84,5}{60}$  mm. Die Abbildung 3 c gibt die Gesamtergebnisse nach Klassen geordnet und in graphischer Darstellung. Die starke Linie bezieht sich auf die Kultur Zz, die schwache auf Zf.

Aus dem Umstand also, daß die Freiburger-Spermien nicht aus einem Hoden, sondern aus einem größtenteils normalen Ovar stammen, erfolgte ein unerwartetes Luxurieren der Ovarien, eine beträchtliche Verstärkung der weiblichen Differenzierungsrichtung.

Daß diese Wirkung nicht einfach auf der ungewöhnlichen Bastardkombination beruht, beweist die Befruchtungsserie mit dem zweiten Hermaphroditen, da hier auch die reziproke Kombination gelang. Der zweite Hermaphrodit ist in Kombinationen, zu denen er die Eier lieferte, mit H bezeichnet; wenn der Samen verwendet wurde mit h. Das in dieser Serie verwendete Davoserweibchen heißt D, das Männchen d.

Die Ovarien der Kulturen Dd und Dh ergeben zweigipflige Kurven (Abb. 3a). Der Gipfelabstand beträgt in beiden drei Klassenräume. Das weist darauf hin, daß das Davoserweibchen in bezug auf seine Weiblichkeitsfaktoren heterozygot war. Der zweite Gipfel der reinen Davoser (Dd, starke Kurve) liegt fast genau an derselben Stelle, wie der von Zz. Offenbar kommen also in Davos gelegentlich neben der stark differenzierten Rasse auch noch einzelne schwächere Exemplare vor, oder wenigstens Heterozygoten mit solchen.

Die Bastardkultur Dh, aus Eiern des Davoserweibchens befruchtet mit Hermaphroditensamen, ergibt eine ganz analoge Ver-

schiebung gegenüber der reinen Davoserrasse, wie die oben bei Zf festgestellte. Der Unterschied in den mittleren Längen ist sogar noch beträchtlicher. Während der Durchschnitt bei den Davoservarieten  $\frac{70,4}{60}$  mm beträgt, messen sie in Dh  $\frac{81,0}{60}$  mm. Würde nun dieser Effekt einfach durch die Kombination der beiden differenten Rassen hervorgerufen, so müßte die reziproke Kreuzung Hd (Hermaphroditeier  $\times$  Davosersamen) mit Dh identisch sein. Das ist jedoch nicht der Fall. Die Ovarien sind ganz beträchtlich kleiner und messen im Durchschnitt nur  $\frac{70,8}{60}$  mm.

Der Vergleich von Hd mit Hh (Abb. 3b) zeigt zum drittenmal, daß Zwitterspermien zu einem Luxurieren der Ovarien Veranlassung geben. Wenn bei einem Durchschnitt von  $\frac{77,5}{60}$  mm der Effekt hier etwas geringer bleibt als zwischen Dd und Dh, so muß noch im Sinne einer Korrektur in Betracht gezogen werden, daß einmal das Material dieser Selbstbefruchtungskultur überhaupt nicht groß ist, und insbesondere, daß die kräftigsten Tiere daraus zu einem Aufzuchtversuch verwendet wurden. Es sind damit dieser Statistik zweifellos gerade die größten Ovarien entzogen worden; sonst müßte der Wert von Dh wohl erreicht worden sein.

Die Photographien der Abbildungen 4 bis 9 zeigen deutlich, daß der Effekt der Befruchtung mit Zwittersamen in der raschen Entwicklung der Ovarien besteht. Die Abbildungen 4 und 6 zeigen charakteristische Ovarien aus Dd und Hd. Zu beachten sind dabei weniger die Größenverhältnisse, als die gegliederten Konturen. Sie lassen noch die metamere Gliederung, entsprechend der Anordnung der Ovarialtaschen erkennen. (Bei *Pelobates fuscus* zeigen die Ovarien bei der Metamorphose noch eine perlchnurartige Gliederung in ungefähr 12 Teile.) Auf Querschnitten (Abb. 8) sieht man zahlreiche Einester, aber die Auxocytenbildung hat noch kaum begonnen. Anders die Ovarien der Abbildungen 5 und 7 aus den Kulturen Dh und Hh: Die Konturen sind ausgeglichen und die Oberflächen fein gekörnelt. Beide Erscheinungen sind ein Ausdruck der fortgeschrittenen Auxocytenbildung, wie sie auf den Querschnitten (Abb. 9) deutlich hervortritt.



Abb. 4.



Abb. 5.



Abb. 6.



Abb 7.

Abb. 4—7. Photographien typischer Ovarien aus den Kulturen Dd (4), Dh (5), Hd (6), Hh (7) bei 18facher Vergrößerung.

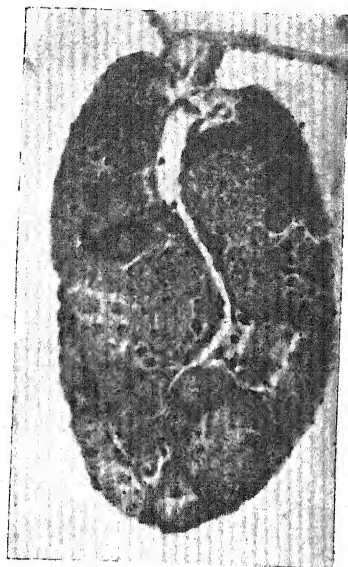


Abb. 8.

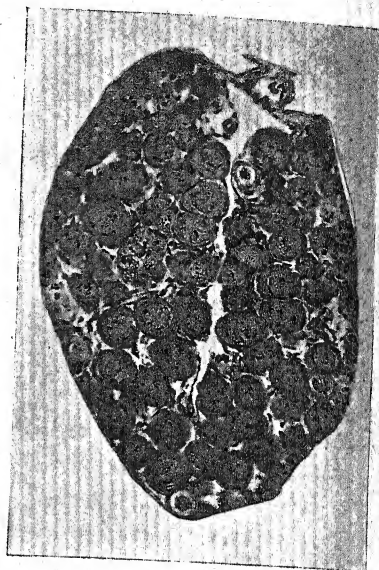


Abb. 9.



Abb. 10.

Abb. 8—9. Mikrophotographien von Querschnitten typischer Ovarien aus den Kulturen Dd (8) und Dh (9). Abb. 8 ist 250mal, Abb. 9 nur 140mal vergrößert.

Abb. 10. Keimdrüsen des Zwitter f, herauspräpariert und nach Zenker fixiert. Von der rechten Gonade sind nur ovariale Teile sichtbar, da durch die linke Niere die Hodeneinsprengung verdeckt wird. Von der linken Gonade sieht man sowohl den vorderen ovariellen als den hinteren testikulären Abschnitt. Aus dem letzteren ist ein Sektor herausgeschnitten. Er lieferte das Sperma zum Befruchtungsversuch Zf. Dagegen wurden, wie hier ersichtlich, die dem weiblichen Bezirk benachbarten Hodenteile fixiert und blieben (wie auch die kleinere rechtsseitige Einsprengung) beim genetischen Experiment unbenutzt — Die linke Niere ist nach innen umgeklappt (so daß ihre ventrale Fläche sichtbar wird). Sie ist mit dem Hodenteil durch Vasa efferentia verbunden, die teilweise im Mesorchium blind endigen. Keimdrüsen in dorsaler Ansicht.

## VII.

Wie ist diese auffallende Verstärkung der weibchendifferenzierenden Potenz des Zwitterspermiums zu interpretieren? Handelt es sich um eine quantitative Mutation des Weiblichkeitsgens, oder liegt lediglich eine sog. Dauermodifikation vor? Eine Veränderung also, die zwar über eine oder einige Generationen vererbt wird, nach und nach aber wiederum verschwindet?

Nach Jollos sollen Dauermodifikationen nur auf Veränderungen im Plasma der Keimzellen beruhen, im Gegensatz zu den erbfesten Mutationen, die sich an Kernsubstanz vollziehen. Ganz entsprechend unterscheidet Dürken zwischen plasmogener und karyogener Vererbung.

Mir scheint die Interpretation, die Jollos den Dauermodifikationen gibt, durch die Tatsachen nicht bestätigt. Einmal kennen wir doch den Typus der erbbeständigen plasmatischen Vererbung durch Plastiden (z. B. Chloroplasten). Andererseits ist auch der Beweis, daß alle durch chromosomale Substanz übertragenen Veränderungen sich dauernd erhalten, durchaus nicht erbracht. Nach mittelstarker uteriner Ueberreife erkennt man an den Chromosomen der Froscheier die Tendenz zu pyknotischen Veränderungen und Verklebung (nach starker Wirkung tritt völlige Degeneration ein, verbunden mit Entwicklungsunfähigkeit der Eier). Wenn durch solche sichtbaren Veränderungen die Erbfunktionen beeinflußt werden, — was nicht unwahrscheinlich ist, da Ueberreifetiere stark aberrant sind — so würde es sich wohl vorwiegend um karyogene Modifikationen handeln. Soweit meine Beobachtungen gehen, scheinen sich nämlich die Chromosomen später wieder zu erholen. Jedenfalls kann die Möglichkeit karyogener Modifikationen auf Grund unserer Erfahrungen nicht bestritten werden und Gleichsetzungen wie Mutation = Kernveränderung oder Modifikation = Plasmaveränderung sind nicht berechtigt.

Im vorliegenden Falle spricht nun eine gewisse Wahrscheinlichkeit für die Annahme, daß es sich um eine Veränderung am Kern handle. Erstens weil sie durch das Spermium übertragen wird, dessen cytoplasmatische Bestandteile unbedeutend sind, und zweitens weil sich die Abänderung auf einen Faktor bezieht, der als bekannter Mendelfaktor sicher im Chromatin lokalisiert ist. Es ist damit noch nicht unbedingt notwendig, auf



quantitative Veränderungen im Sinne von Gewinn oder Verlust an den Faktoren F oder M zu schließen. Es könnten möglicherweise die Gene nur in stärker, bezw. schwächer aktive Zustände übergeführt werden. Denkbar wäre allerdings auch, daß die Abänderung nicht bestimmt lokalisiert sei, daß die Spermien etwa mit einem Ovarialhormon beladen seien. Es hält jedoch schwer, sich vorzustellen, daß diese geringen Mengen hinreichen sollten, auf einem soviel späteren Entwicklungsstadium die Geschlechtsdifferenzierung noch so deutlich zu beeinflussen.

Es wäre müßig, weiterhin Mutmaßungen über die Natur der Veränderungen in den Zwitterspermien Raum zu geben. Wir müssen uns mit der Feststellung begnügen, daß unter dem Einfluß des Ovars eine Verstärkung der weibchenbestimmenden Faktoren in den Spermien der Zwitter stattgefunden hat, und daß dieser Effekt auf die direkten Nachkommen vererbt wurde.

### VIII.

Unsere Feststellungen an zwittrigen Fröschen stehen nicht ganz vereinzelt. Es gibt zwei analoge Versuchsreihen auf botanischem Gebiet, die Straßburger und Correns zu ihren bekannten gegensätzlichen Anschauungen über die genetischen Grundlagen der Geschlechterererbung geführt haben. Das normal diöcische Binkelkraut (*Mercurialis annua*) bildet an den alternden weiblichen Stöcken fast regelmäßig noch zwittrige oder rein männliche Blüten; seltener kommen auch an männlichen Pflanzen zwittrige oder weibliche Blüten zur Entfaltung. Zuchtversuche von Krüger (1908), Bitter (1909), Straßburger (1909) und Yampolsky (1916, 1919, 1920)<sup>19)</sup> ergaben übereinstimmend, daß nach Selbstbestäubung der rudimentären Zwitter auf weiblichen Stöcken immer wieder nur Weibchen, auf den männlichen nur Männchen entstehen. Da so entstandene Pflanzen wiederum rudimentär-zwittrig werden können, gelang Yampolsky deren fortgesetzte Zucht sogar durch mehrere Generationen. Von einer einzigen weiblichen Pflanze erhielt er in vier folgenden Generationen 471 vorwiegend weibliche Nachkommen. Entsprechend ergaben 78 keimende Samen, die auf verschiedenen männlichen Pflanzen geerntet worden

<sup>19)</sup> Yampolsky, C.: Inheritance of sex in *Mercurialis annua*. Amer. J. of Botany 6. 1919. — The occurrence and inheritance of sex-intergradation in plants. Ebenda, 7. 1920. Dort auch die weitere Literatur.

waren, ebensoviele vorwiegend männliche Nachkommen. Dieses Resultat ist umso interessanter, als nach Heyer's (1884) Auszählungen unter 21.000 Freilandexemplaren auf 100 Weibchen durchschnittlich 106 Männchen kamen. Die gute Annäherung an die Mendel'sche Rückkreuzungsproportion läßt mit einiger Sicherheit auf Heterozygotie des einen Geschlechtes schließen, wie eine solche von Correns schon 1907 bei der männlichen *Bryonia dioica* nachgewiesen worden ist. Wenn aber, wie Correns für *Bryonia* angenommen hatte, die Pollen je zur Hälfte eine männliche, beziehungsweise weibliche Geschlechtstendenz besaßen, so sollten nach Selbstbefruchtung männlicher Pflanzen wenigstens 25 % normale weibliche Pflanzen resultieren. Da das bei *Mercurialis*, wie wir gesehen haben, nicht zutraf, nahm Straßburger an, die sämtlichen Pollen seien männlich gerichtet; jedoch so abgestuft, daß bei der einen Hälfte die männliche Tendenz stärker, bei der anderen dagegen schwächer sei, als die allen Eiern gemeinsame weibliche Tendenz. Auf Grund dieser Annahme ließen sich allerdings sowohl die Resultate an *Mercurialis*, als auch an *Bryonia* verstehen. Nun hat aber Correns<sup>20)</sup> neue Untersuchungen veröffentlicht, die doch seine ursprüngliche Auffassung bestätigen. Sie beziehen sich auf die Ackerdistel (*Cirsium arvense*), die wir ebenfalls als Rudimentärhermaphroditen zu betrachten haben. Die weiblichen Stöcke bilden Blüten mit rudimentären, stets unfruchtbaren Antheren. Die Blüten der männlichen Stöcke sehen wie zwittrig aus, doch entwickeln sich in ihren Fruchtknoten nur sehr selten keimfähige Samen. Ein Aussaatversuch mit solchen „Früchtchen männlicher Pflanzen“ lieferte nun 9 Männchen und 8 Weibchen. Trotz der kleinen Zahlen kann das Auftreten der Weibchen als ein Beweis für die Richtigkeit der Correns'schen Annahme betrachtet werden.

Der Widerspruch zwischen der *Mercurialis*- und der *Cirsium*-reihe wird behoben durch neue *Cirsium*-versuche, über die Correns im Anschluß an meinen Vortrag im Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem (1922) einige Mitteilungen machte. Er fand nämlich unter neuem Material, das herangezogen worden war, Pflanzen, die sich wie *Mercurialis* verhielten; also Männchen, aus deren Früchtchen immer wieder nur Männchen hervorgingen.

<sup>20)</sup> Correns, C.: Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung bei Distelarten. Sitzungsber. der Königl. Preuss. Akademie der Wissensch. 20. 1916.

Die Ergebnisse sind jetzt folgendermaßen zu interpretieren. Aus dem häufigen rudimentären Hermaphroditismus muß geschlossen werden, daß bei *Mercurialis* und *Cirsium* in beiden Geschlechtern die Männlichkeits- und Weiblichkeitsfaktoren noch nahezu im Gleichgewicht stehen. Sie bilden also Anfangsglieder der in Abb. 1 graphisch dargestellten Reihe. Die erste *Cirsium*kultur wird konstitutionell etwa dem Typus Klasse II entsprechen. Die letzt-erwähnte dagegen und ebenso alle *Mercurialis* stehen noch zwischen I und II. Ähnlich wie bei den zwittrigen Fröschen wurden offenbar diesesmal die Männlichkeitsfaktoren der Eier, die auf männlichen Pflanzen wuchsen, verstärkt. Im ersten *Cirsium*experiment erwiesen sich indessen die genotypischen Unterschiede schon so stark, daß diese Verschiebung die Entstehung der Weibchen nicht verhinderte, die nach faktorieller Berechnung zu erwarten waren. Dagegen wurden bei *Mercurialis* und der zweiten *Cirsium*rasse die geringfügigen Ansätze zur geschlechtlichen Differenzierung überdeckt durch die allgemeine Verstärkung der Männlichkeitsfaktoren.

#### IX.

Ein gemeinsamer Punkt dieser Experimente muß noch als bedeutungsvoll hervorgehoben werden. Wenn ein weiblicher Frosch atypischerweise einige Spermien bildet, so sind deren Weiblichkeitsgene selber nicht aktiviert worden (höchstens war vielleicht einmal ein Ansatz dazu vorhanden). Die Verstärkung dieser Faktoren, wie sie dann in der Nachkommenschaft manifest wird, muß also durch das weibliche Milieu, in dem sich die Samenbildung vollzieht, induziert werden. (Für *Mercurialis* und *Cirsium* gelten die entsprechenden Ueberlegungen, nur gegen- gleich, für das andere Geschlecht.)

Ist dieser Schluß berechtigt, so wird voraussichtlich die Verschiebung die größten Werte erreichen, wenn die Samenbildung in unmittelbarer Nachbarschaft des induzierenden weiblichen Gewebes erfolgt: also in sehr kleinen Einsprengungen, oder in den an das Ovarialgewebe grenzenden Randzonen größerer Stücke. Die Resultate unserer Versuche entsprechen einer solchen Voraussetzung. Der erste Zwitter (f) hatte zwei große Hoden-einsprengungen. Die größere linksseitige stand nur noch am kranialen Rande mit dem Ovar in Verbindung. Dieses Uebergangsstück wurde zur mikroskopischen Untersuchung aufgehoben. Der



Samen, der für die Befruchtung verwendet wurde, entstammte ausschließlich einem Sektor aus der Mitte des großen Hodenstückes. Der zweite Hermaphrodit (h) dagegen besaß nur rechts eine ganz kleine Einsprengung. Da sich der Samen daraus in eine Ovarialtasche ergossen hatte, mußte die ganze Keimdrüse in Wasser zerzupft werden. Die Spermien dieses Zwitter entstammen demnach alle der unmittelbaren Nachbarschaft des ovarialen Gewebes. Ein nochmaliger Vergleich der Tabelle auf Seite 303 ergibt, daß in der Tat durch die Spermien des Zwitter h eine reichlich doppelt so starke Verschiebung in der Ovargröße bewirkt wird, wie durch solche des Zwitter f.

Diese Tatsachen scheinen zu Gunsten einer Ansicht zu sprechen, wie sie von Guyer<sup>21)</sup> vertreten wird, daß nämlich Produkte der inneren Sekretion (als serological influences) in spezifischer Weise abändernd auf die Gene einzuwirken vermögen.

## X.

Es bleibt nun noch zu zeigen, daß die Reihe der genotypischen Veränderungen, wie sie im Abschnitt V beschrieben wurde, aus den festgestellten Ursachen der Veränderung der Geschlechtsfaktoren heraus ihre Erklärung findet. Für die quantitativen Beziehungen von Männlichkeits- und Weiblichkeitsfaktoren innerhalb einer Rasse erhielten wir den Ausdruck  $4M = 3F + f$ . Darin bedeuten F die von Klasse zu Klasse stärker werdenden, f die verschwindenden Weiblichkeitsfaktoren. Die Männlichkeitsfaktoren (M) erweisen sich in den Rassenkreuzungen als gleichwertig, was mit ihrer homozygoten Verteilung in beiden Geschlechtern in gutem Einklang steht.

Die Summe  $4M$  ist also eine konstante Größe, und es entspricht demnach beim Uebergang von einer Klasse zur nächsten der (durchschnittlichen) Zunahme von F um eine Einheit, die Reduktion von f um den dreifachen Betrag. Das erscheint in der Tat wie eine Konsequenz aus dem Erbgang der beiden Sorten von Weiblichkeitsfaktoren. Während f in der Folge der Generationen stets in der männlichen Linie bleibt, wechselt F zwischen den Geschlechtern und befindet sich durchschnittlich doppelt so oft im weiblichen als im männlichen. Wenn der Weiblichkeits-

<sup>21)</sup> Guyer, M. F.: Orthogenesis and serological phenomena. Amer. Naturalist. 56. 1922.

faktor in einer weiblichen Generation jeweils eine Verstärkung  $+a$  und in einer männlichen Generation eine gleichwertige Abschwächung  $-a$  erfährt, dann betragen die Abänderungen im Verlauf von drei Generationen für  $f$  stets  $-3a$  für  $F$  durchschnittlich  $+2a - a = +a$ . Aus dem oben gewonnenen physiologischen Prinzip heraus durfte man also erwarten, daß die Reduktion von  $f$  dreimal so rasch erfolge, wie die Verstärkung von  $F$ , und diese Erwartung findet ihre Bestätigung durch die Erbanalyse verschieden stark differenzierter Rassen und Arten.

## XI.

Mit dem völligen Verschwinden von  $f$  ergibt sich eine neue Situation, da dem weiteren Anwachsen von  $F$  zunächst noch nichts im Wege steht. Möglicherweise kann es durch sekundäre Faktoren gehemmt werden, wie ja auch jedes andere Wachstum irgendwo eine natürliche Grenze findet. Jedenfalls kommt aber gelegentlich ein Wachstum über die Klasse VI hinaus vor, so daß sich  $F$  schließlich dem Wert von  $2M$  nähert. Für die Weibchen wird damit grundsätzlich nichts geändert. Dagegen nähern sich die Männchen wiederum dem Zustand des Gleichgewichts zwischen Weiblichkeits- und Männlichkeitsfaktoren:  $2M \approx F$ . Ein solcher Zustand kann natürlich nur in Metazoengruppen mit fortgeschrittener geschlechtlicher Differenzierung der Spermien erwartet werden; also bei Formen mit Heterochromosomen. In diese Kategorie gehört offenbar die *Perla marginata*, deren Männchen vor den Hoden rudimentäre Ovarien ausbilden und ihre geschlechtliche Labilität durch zahlreich in die Hoden eingestreute Eier bekunden.

Nach Junker<sup>22)</sup> besitzt das Männchen 22 Chromosomen, das Weibchen 24. Die Androspermien erhalten 10, die GynospERMien und die Eier der Weibchen 12. Es liegt der bekannte Heterochromosomentypus mit Zweiteilung des X-Chromosoms vor. In den Ovogonien der Männchen lassen sich wie in den Spermatogonien 22 Chromosomen feststellen, ein Beweis, daß die männliche Kombination dem Gleichgewicht von Männlichkeits- und Weiblichkeitsfaktoren sich nähert.

<sup>22)</sup> Junker, H.: Cytologische Untersuchungen an den Geschlechtsorganen der halbzwittrigen Steinfliege *Perla marginata*. A. Zellforsch. 17. 1923.

## XII.

Die vorstehenden Untersuchungen führten zum Resultat, daß die Erscheinungsform auf die Gene zurückwirken kann. Die Voraussetzungen, welche dafür erfüllt sein müssen, sind im Einzelnen nicht bekannt. Doch sind Hinweise vorhanden (IX), daß in den positiven Fällen spezifischen Stoffen, welche im Zusammenhang mit der besonderen Erscheinungsform stehen (vielleicht als morphogenetische Substanzen?), die Rolle induzierender Agentien zukommt.

Das hier nachgewiesene Prinzip der phänotypischen Induktion ist nicht identisch mit dem der „Vererbung erworbener Eigenschaften“. In dem von uns in der Beweisführung verwendeten Material ist die Erscheinungsform — das Geschlecht — vorwiegend der einfache Ausdruck der genotypischen Konstitution; so auch im Fall der beiden Froschzwitter. Der Prozeß des periodischen Fortschreitens der geschlechtlichen Differenzierung kann durch Einwirkungen der Umwelt wohl beschleunigt oder verzögert, oder sogar in Seitenbahnen gelenkt werden, vollzieht sich aber im wesentlichen auf Grund der gegebenen genotypischen Konstitution und Erbmechanismen. Im erwähnten Falle wird auch gar nicht die „Neuerwerbung“ (das wäre der Hermaphroditismus) vererbt; im Gegenteil erfährt ja die weibliche Entwicklungsrichtung eine Verstärkung.

Da sich unsere Untersuchung auf eine orthogenetische Reihe bezieht, der kein adaptiver Charakter zukommt, so ist die Unabhängigkeit des Prinzips der phänotypischen Induktion von teleologischen Spekulationen von vorneherein klar. Aus dem gleichen Grunde erhalten wir aber auch keinen Aufschluß über die Bedeutung des Prinzips für die Entstehung von Anpassungsmerkmalen. Doch ist vorauszusehen, daß es dabei einen nicht unbedeutenden Faktor darstellt.

---

# Der Mendelismus als Lehre von der idiomomen Merkmalswiederkehr.

Von **Dr. Heinrich Prell,**

o. Professor der Zoologie und Vorstand des Zoologischen Instituts  
an der Forstlichen Hochschule Tharandt.

---

Vererbungslehre ist die Lehre von den gesetzmäßigen Beziehungen der Merkmale zwischen Vorfahren und Nachkommen.

In dieser Form kann man vielleicht mit einem gewissen Rechte das Gebiet derjenigen Wissenschaft umgrenzen, welche im Rahmen biologischer Forschung gegenwärtig wohl das größte Interesse beansprucht, und deren gewaltiger Aufschwung in den letzten Jahrzehnten sich vor allem an den Namen Johann Gregor Mendel's knüpft.

Eine solche weitgreifende Umschreibung eines Forschungsgebietes vereinigt naturgemäß recht heterogene Dinge unter gemeinsamen Gesichtspunkten. Angesichts des reichen Materials an experimentell gewonnenen Resultaten kann es nun nicht überraschen, daß bereits oft und nach den verschiedensten Gesichtspunkten versucht worden ist, eine Gliederung dieses großen Gebietes vorzunehmen. Auch die vorliegende Erörterung hat sich den Ausbau einer solchen Gliederung zur Aufgabe gestellt. Von einer Zusammenstellung und Kritik der früheren Versuche, welche in gleicher Richtung zielten, soll im Folgenden aber abgesehen werden, und statt dessen nur ein geschlossenes Bild gegeben werden. Allerdings ist es dabei notwendig, weiter auszuholen und im Anschluß an eine Besprechung der Merkmalsbildung im Allgemeinen zunächst eine natürliche Übersicht der verschiedenen Erscheinungen abzuleiten, welche als Vererbung zusammengefaßt werden. Im Anschluß daran wird es dann möglich sein, genauer diejenige Form der Vererbung zu analysieren, welche als Mendelismus bezeichnet zu werden pflegt.

Wenn bei allen diesen Erörterungen eine schon bei anderen Gelegenheiten vorgeschlagene und durchgeführte einheitliche Nomenklatur zu Grunde gelegt wird, so geschieht dies in der Hoffnung, daß durch klare Gliederung der Begriffe auch eine klare Stellungnahme zu den Tatsachen ermöglicht wird. Gibt es doch kaum eine biologische Wissenschaft, welche eine einheitliche Analyse der Experimente mehr vermissen läßt, als die Vererbungslehre. Die ungleiche Methode und eine davon abhängige ungleiche Klarheit der Überlegung und Zuverlässigkeit der Schlüsse mußte aber zu der tiefgreifenden Begriffsverwirrung führen, welche vielfach, insbesondere im Rahmen des heiß umstrittenen Problems der „Vererbung erworbener Eigenschaften“, immer noch herrscht.

„Beobachtung und Reflexion“ sind es nach Carl Ernst von Baer, welche den Fortschritt einer Wissenschaft bedingen. War es in der Zeit des aufblühenden Darwinismus die Reflexion, welche die Beobachtung und das Experiment zu überwuchern drohte, so darf auch nicht vergessen werden, daß gegenwärtig, im Zeitalter des Experimentes, die Reflexion etwas ernster berücksichtigt werden sollte, damit aus der Fülle der Tatsachen auch ein geschlossenes Gesamtbild entsteht.

In diesem Sinne mögen die folgenden Erörterungen nicht als Selbstzweck angesehen werden, sondern als Mittel zum Zwecke; sie sollen nur einen Versuch darstellen, die logischen Unterlagen für eine systematische Analyse experimenteller Untersuchungen zu geben.

### 1.

#### Die Faktoren der Merkmalsbestimmung.

Die Vererbungslehre befaßt sich nach der eingangs gegebenen Definition mit dem Verhalten von Merkmalen und sucht die Gesetzmäßigkeiten der Beziehungen zwischen den Merkmalen zweier aufeinanderfolgender Generationen zu ermitteln. Es ist daher erforderlich, zunächst den Merkmalen als solchen ein besonderes Interesse zuzuwenden.

Als Merkmale bezeichnet man bestimmte, irgendwie umgrenzbare Einzelheiten der Erscheinungsweise eines Organismus; sie können in gleicher Weise morphologische, physiologische oder psychologische Charaktere betreffen. Die Gesamtheit aller Merkmale stellt die Erscheinungsweise oder den Phänotypus eines Organismus dar.

Phänotypus ist der Inbegriff der Merkmale eines Organismus.

Dieser Phänotypus von Organismen ist naturgemäß das einzige, was der unmittelbaren Beobachtung zugänglich ist. Alle Untersuchungen basieren also auf einer Betrachtung des Phänotypus. Das Ziel der Untersuchungen ist dabei in der Regel, die Zusammenhänge zu ergründen, weshalb gerade ein bestimmter Phänotypus entsteht. Es ist daher zunächst auf die Bedingtheit einer Phänotypenbildung oder Phänogenese einzugehen.

Phänogenese ist die Entstehung eines Phänotypus.

Die Entwicklung eines bestimmten Phänotypus ist kausal bedingt durch das Zusammenspiel zahlloser verschiedener Faktoren. Diese Faktoren lassen sich zusammenfassen in zwei große Gruppen, nämlich in innere Faktoren und in äußere Faktoren, welche in der Vererbungswissenschaft als Genotypus und Plastotypus bezeichnet werden.

Genotypus ist der Inbegriff der inneren Faktoren, welche die Entwicklung eines Organismus bestimmen.

Plastotypus ist der Inbegriff der äußeren Faktoren, welche an der Entwicklung eines Organismus beteiligt sind.

Genotypus (Johannsen) oder Reaktionsnorm (Woltereck) und Plastotypus (Prell) oder Realisationsnorm sind Kräftekomplexe. Als solche sind sie grundsätzlich als immateriell anzusehen. Der weitverbreitete Mißbrauch, etwa den Genotypus als materiell zu behandeln, muß daher mit unfehlbarer Sicherheit zu Trugschlüssen führen. Es bedarf kaum eines Hinweises darauf, wie bedeutungsvoll diese Tatsache für eine logische Analyse ist, und wie dringend darauf geachtet werden muß, daß derselben Rechnung getragen wird.

Kräfte können nun bloß durch und mit materiellen Grundlagen wirksam werden. Genotypus und Plastotypus sind somit auch an eine materielle Grundlage gebunden, an der sie sich auswirken können. Diese materielle Grundlage ist das lebende Protoplasma der Artzelle (O. Hertwig) eines Organismus.

Jegliche Gestaltung einer Artzelle setzt naturgemäß eine Entwicklung vom Charakter einer Phänogenese voraus. Insbe-



sondere spielt das bei den Organismen eine Rolle, welche aus zahlreichen Zellen aufgebaut sind. Differenzierung und Gruppierung der einzelnen Zellen im Rahmen des vielzelligen Organismus, also die Erscheinung der „Potenzierung der Artzelle“ (O. Hertwig), ist die auffälligste Form der Phänogenese.

Genotypus und Plastotypus lassen sich nun theoretisch ohne weiteres unterscheiden nach dem Charakter ihrer Beziehungen zur Artzelle.

Der Genotypus ist stets gebunden an genuine Bestandteile des Protoplasmas. Als genuin werden dabei solche Bestandteile des lebenden Protoplasten angesehen, welche nur durch Teilung aus ihresgleichen hervorgehen können, und welche somit den Charakter protoplasmatischer Organe (A. Meyer) besitzen.

Das wichtigste protoplasmatische Organ einer Zelle ist der Zellkern. Er enthält den weitaus bedeutungsvollsten Teil genuinen Protoplasmas, welcher in Gestalt der Chromosomen, insbesondere bei Zellteilungen, der direkten Beobachtung zugänglich wird. Das Experiment hat gelehrt, daß die Entfaltung der überwiegenden Mehrzahl der Artcharaktere an das Vorhandensein des Zellkernes gebunden ist und von seinem Charakter bestimmt wird. Man lokalisiert daher das artspezifische Protoplasma oder das Idioplasma (Nägeli) im wesentlichen im Kern.

Diese Auffassung findet ihren deutlichsten Ausdruck darin, daß man Zellen mit einwertigem oder monoenergidem Kern als haploid (Strasburger), Zellen mit zweiwertigem Kerne als diploid (Strasburger), Zellen mit mehrwertigen oder polyenergiden Kernen als pleoploid bezeichnete. Sie ist ferner der Grund, daß man die Zellen ohne Berücksichtigung der absoluten Energidenzahl nur nach ihrem relativen Verhalten und im Anschluß an die Stellung, welche sie im Kernphasenwechsel eines Organismus einnehmen, als paarwertig oder zygoïd und als unpaarwertig oder azygoïd kennzeichnet. Darauf fußt dann schließlich auch die Bezeichnung der Organismen nach dem Verhalten ihrer Kerne als Haplonten, Diplonten, Azygoten oder Zygoten.

Denjenigen Teil des Genotypus nun, welcher an den Zellkern gebunden ist und welcher daher mit dem Idioplasma verknüpft erscheint, kann man als Idiotypus bezeichnen.

Idiotypus ist der im Kern lokalisierte Teil des Genotypus.

Außer dem Kerne gibt es nun noch weitere protoplasmatische Organe. In welchem Umfange das zunächst zu berücksichtigende Cytoplasma des Zellleibes als Träger von Teilen des Genotypus angesehen werden muß, steht noch dahin. Die Natur der Chondriosomen und verwandter Gebilde als protoplasmatischer Organe ist noch keineswegs geklärt und neuerdings eher wieder zweifelhaft geworden (K. L. Noack). Auch ob man das Centrosom als protoplasmatisches Organ ansprechen darf, muß noch als unentschieden betrachtet werden. Von beiden darf daher als präsumptiven Erbträgern noch abgesehen werden. Sicher ist es dagegen, daß die Plastiden der Pflanzen, die Chloroplasten, Leukoplasten u. a., genuine Zellbestandteile sind und den Wert protoplasmatischer Organe besitzen. Ohne das Vorhandensein von Chloroplasten, welche aus der Elternzelle überkommen sind, wird es einer jungen Pflanzenzelle unmöglich sein, zu ergrünen, da sie von sich aus keine Chloroplasten bilden kann. Einen Beweis für solches Verhalten haben Beobachtungen an Protophyten geliefert (Pascher). Da nun die Zahl der Chloroplasten in den meisten Zellen wechselt und in keinem festen Verhältnis zur Wertigkeit der Zelle steht, können an die Chloroplasten gebundene innere Faktoren nicht mehr die Bezeichnung als idiotypische Faktoren führen. Hier handelt es sich vielmehr um Faktoren, welche den Genotypus ergänzen und ausdehnen; für sie gelte daher der Name des Auxotypus (Prel).

Auxotypus ist der nicht im Kerne lokalisierte Teil des Genotypus.

Wie der Genotypus, so ist auch der Plastotypus vielfältig zusammengesetzt und läßt in sich zwei wichtige verschiedene Hauptgruppen von einzelnen Faktoren unterscheiden.

Die zahlreichen Versuche zur Aufklärung des Saisondimorphismus bei Schmetterlingen führten zu der Erkenntnis, daß die Temperatur von größter Bedeutung für die Natur des Farbenkleides bei Schmetterlingen ist. In ähnlicher Weise wurde von blaublühenden Glockenblumen und rotblühenden Primeln ermittelt, daß sie nach Temperaturerhöhung weiße Blüten hervorbringen. Im Dunkeln gehaltene Pflanzen treiben etiolierte Sprosse, im Lichte gehaltene Grottenolme bilden reichlich Pigment. Im Tiefland wachsende Löwenzahnpflanzen entwickeln reichlich große, locker stehende Blätter, im Gebirge sind die Blätter bei unver-



hältnismäßig stärkerer Entfaltung der Wurzel zu einer kleinen Rosette zusammengedrängt. Ähnlicher Beispiele läßt sich eine große Anzahl zusammentragen. Sie alle zeigen, daß Faktoren der Umwelt entscheidenden Einfluß auf die Ausgestaltung der Merkmale eines Organismus besitzen. Die Umweltfaktoren bilden also einen wesentlichen Teil des Plastotypus, welcher als Peritypus (Prell) bezeichnet werden kann.

Peritypus ist der von der Umwelt ausgehende Teil des Plastotypus.

Andersartige Experimente haben gelehrt, daß die merkmalsbestimmenden Faktoren auch im Organismus selbst gesucht werden können. Ausschaltung der innersekretorischen Funktionen der Schilddrüse bringt das charakteristische phänotypische Bild des Myxödems hervor. Exstirpation der Hoden hat die Reduktion der sekundären Geschlechtsmerkmale zur Folge. In solchen und ähnlichen Fällen sind es also nicht Faktoren der Außenwelt, welche den Entwicklungsgang beeinflussen, sondern „selbstgebildete“ Faktoren, also Hormone, welche im Körper selbst produziert werden und an anderer Stelle den Körperbau regulieren. Diese Binnenfaktoren bilden als Paratypus (Siemens, em. Prell) den übrigen Teil des Plastotypus.

Paratypus ist der vom Körper selbst gelieferte Teil des Plastotypus.

Diese vier Faktorenkomplexe, Idiotypus und Auxotypus als Teile des Genotypus, Peritypus und Paratypus als Teile des Plastotypus, dürften die wichtigsten Faktorenkomplexe sein, welche die Phänogenese leiten, und deren ungleiches Verhalten bei der Analyse von Vererbungserscheinungen berücksichtigt werden muß.

Die beigegebenen Schemata (Abb. 1) mögen dazu dienen, das Zusammenwirken der vier fundamentalen Faktorenkomplexe, welche die Entfaltung eines Phänotypus bestimmen, bildlich darzustellen.

Unabhängig von der allgemeinen Vererbungslehre hat nun die medizinische Erbllichkeitsforschung bereits Begriffe formuliert, welche den hier aufgeführten im wesentlichen entsprechen. Es ist daher erforderlich, auf diesen Parallelismus der Nomenklatur kurz einzugehen.

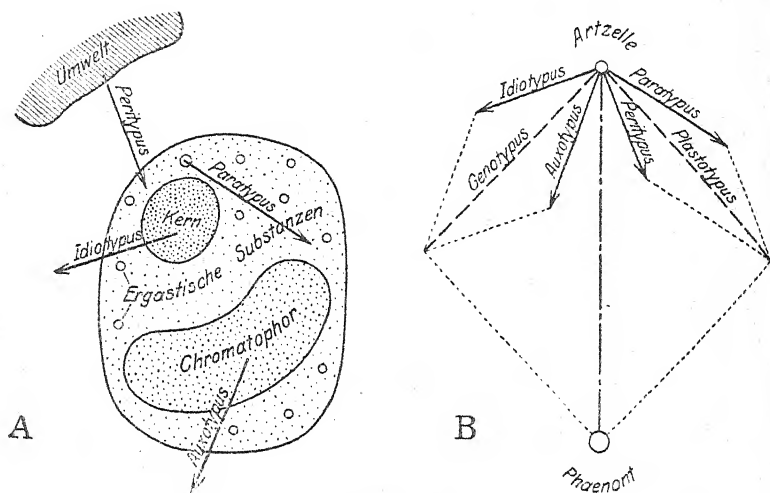


Abbildung 1.

Bestimmung des Phänotypus durch das Zusammenwirken der vier grundlegenden Faktorenkomplexe: A Schema einer Artzelle mit Angabe des materiellen Substrates, sowie willkürlich angenommener Größe und Wirkungsrichtung der vier Faktorenkomplexe; B Schema der Entwicklung eines Organismus aus der Artzelle zum Phänotyp (= Träger des Phänotypus) mit Angabe von Größe und Wirkungsrichtung der vier Faktorenkomplexe (übereinstimmend mit den in A angegebenen), sowie deren Resultante, welche den definitiven Phänotypus bedingt

(Nach Prell, Arch. f. Entw. Mech., Bd. 52, 1923, S. 466.)

In der Medizin pflegt die Gesamtheit der Erbanlagen eines Organismus als seine Konstitution (Tandler) bezeichnet zu werden. Konstitution ist also gleichbedeutend mit Genotypus. Ebenso wird die Gesamtheit der einwirkenden Milieufaktoren im weiteren Sinne mit einem zusammenfassenden Namen belegt und als Kondition (Tandler) oder Konstellation (Kahn) bezeichnet. Kondition, bezw. Konstellation, ist also weitgehend gleichbedeutend mit Plastotypus.

Konstitution und Kondition wirken bei der Herausbildung eines jeden Merkmales stets zusammen. Wie aus Genotypus und Plastotypus, so ergibt sich auch aus Konstitution und Kondition eine einheitliche Resultante; die Frucht ihrer Auswirkung ist die Körperverrfassung (Bauer), welche dem Phänotypus entspricht.

Jeder der beiden großen phänogenetischen Faktorenkomplexe, der Genotypus und der Plastotypus, und somit auch jeder der vier Faktorenkomplexe, in welche sie sich zerlegen lassen, setzt sich aus zahlreichen einzelnen Faktoren zusammen. Es bedarf keiner besonderen Betonung, daß dieselben ebenfalls immaterielle

Kräfte sein müssen. Ebenso ist es aber auch selbstverständlich, daß sie in ihrer Manifestation an körperliche Substrate gebunden sind.

Die einzelnen Faktoren des Plastotypus und ihr materielles Substrat sind nun außerordentlich mannigfaltig, sodaß eine Zurückführung auf vergleichbare Unterlagen nicht möglich ist. Demgegenüber spielen die Einzelfaktoren und ihr materielles Substrat beim Genotypus theoretisch die größte Rolle. Die Komponenten des Genotypus sollen in ihrem Verhalten ja die Grundlage für die folgenden Erörterungen bilden; es ist daher unerläßlich, ihnen etwas weiter nachzugehen.

Ganz allgemein bezeichnet man den einzelnen Faktor des Genotypus als ein Gen (Johannsen) oder als eine Erbanlage. Man geht dabei von der Annahme aus, daß die Anwesenheit eines bestimmten immateriellen Kräftekomplexes dafür entscheidend sei, daß ein gewisses Merkmal in einer ganz bestimmten Weise entfaltet wird. So gelangt man also zu der folgenden Definition des Genes:

Gen ist ein innerer Faktor, welcher die Entwicklung eines Organismus beeinflusst.

Was nun zunächst die Wirkungsweise eines Gens anlangt, so darf man sich vorstellen, daß es sich um eine Kraft handelt, welche potentiell an der Entfaltung des gesamten Phänotypus des Organismus beteiligt ist. Wenn die phänogenetische Bedeutung eines Genes nur an einem bestimmten Merkmale manifest wird, so darf daraus nicht der Schluß gezogen werden, daß die Leistung des Genes mit der Herausbildung dieses einen Merkmals erschöpft sei. Bezeichnet man also das Gen nach diesem hervortretenden Merkmale und nennt es etwa die Erbanlage oder den „Faktor“ für dieses Merkmal, so muß man sich stets dessen bewußt bleiben, daß dies allein der Bequemlichkeit wegen geschieht.

Diese Vorstellung einer Art von „Superposition“ der Genwirkungen bei der Phänogenese ergibt sich von selbst aus den hier vertretenen allgemeinen Vorstellungen über die Entfaltung der Merkmale. Sie steht in scharfem Widerspruch zu allen den Vorstellungen, welche eine Art von „Apposition“ oder Mosaikbildung der Genwirkungen, vielleicht im Anschluß an Darwin's und Weismann's Theorie von der Sonderung der Erbanlagen (Distributionstheorie), annehmen. Die grundsätzliche Bedeutung einer vollen Klarheit hierüber liegt offenkundig zutage.

Nach der Definition ist das Gen etwas immaterielles, nämlich eine Kraft. Da jede Kraft an ein materielles Substrat gebunden sein muß, so gilt das auch für das Gen. Jede Erbanlage ist also an einen Erbträger gebunden. Es ist aber falsch und überaus irreführend, wenn man Erbanlage und Erbträger daraufhin gleichsetzt und das Gen als etwas Körperliches ansieht. Der Vorzug des Begriffes Gen liegt gerade darin, daß man ihm eine feste Definition geben konnte, während der Sprachgebrauch unter Erbanlage vielleicht ebensogut etwas materielles, wie etwas immaterielles verstehen würde. Umso bedauerlicher ist es, daß Johannsen's einwandfreie Begriffsbestimmung durch nachlässige Verwendung ebenfalls verwässert wurde.

Die materiellen Erbträger wurden schon bei früherer Gelegenheit als genuine Bestandteile der Artzelle angesehen. Daraus geht hervor, daß sie nicht bloß chemische Verbindungen sein können, sondern „lebende“ Protoplasmagebilde sein müssen, denn nur als solchen ist ihnen die qualitativ gleichartige Teilung bei der Zellteilung möglich. Erst die Ausübung seiner Kräfte dürfte der Erbträger durch Vermittlung chemischer Substanzen etwa vom Charakter von Enzymen ins Werk setzen. Aber nicht diese Enzyme, sondern die Bildner der Enzyme sind als die eigentlichen Erbträger anzusehen.

Die Lokalisation der Erbträger darf, nach den vorangegangenen Erörterungen, für die Gene des Idiotypus innerhalb des Zellkernes auf den Chromosomen angenommen werden. Alles spricht dafür, daß die Chromosomen eben aus den Erbträgern zusammengesetzt sind. Nichtsdestoweniger ist es noch nie gelungen, Erbträger tatsächlich zu sehen. Nicht die achromatische Grundsubstanz der Chromosomen, sondern die ihr aufgelagerten Chromatinteile werden durch geeignete Färbung im Präparat sichtbar gemacht. Der quantitative Wechsel des Chromatins während der Geschichte der Zelle zeigt aber, daß das Chromatin nicht selbst der genuine Erbträger ist, sondern höchstens sein Produkt.

Nun tritt in manchen Fällen das Chromatin der Chromosomen nicht als geschlossenes Band auf, sondern zunächst in Gestalt von kleinen tropfenartigen Gebilden von verschiedener Größe, welche als Chromiolen bezeichnet werden. Diese Chromiolen scheinen in ihrer Lage und relativen Größe eine besondere Konstanz zu besitzen. Charakteristische Chromiolen weisen dann mit

größter Wahrscheinlichkeit auf das Vorhandensein charakteristischer achromatischer genuiner Protoplasmagebilde hin, welche sie hervorbringen.

Sind nun die nachweisbaren Chromatinbrocken vermutlich ein Produkt der achromatischen Erbträger, und wirken andererseits die Erbträger vermutlich durch von ihnen gebildete und abgegebene Substanzen, so liegt der Schluß nahe, daß das Chromatin engste Beziehungen zu den entwicklungsbestimmenden Substanzen hat. In diesem Sinne ist es dann wohl berechtigt, zu sagen, daß die Gene an die Chromiolen gebunden sind. Es ist aber vielleicht gut, auf den Grad des Zusammenhanges zwischen Gen und Chromiol ausdrücklich zu verweisen.

Tiefere Beziehungen bestehen nur zwischen den Genen und den Produzenten der Chromiolen, denn in diesen werden wir wohl die wahren Erbträger zu suchen haben. Sie sind dann kleine Teilstücke der Chromosomen und mögen als solche den Namen Chromomeren führen. Für ihre Charakterisierung ist es gleichgültig, ob sie tatsächlich selbst gesondert im mikroskopischen Bilde erscheinen oder ob sie sich nur durch spezifische Reaktionsprodukte, eben die Chromiolen, kenntlich machen, ferner ob sie einzeln liegen oder ob sie gruppenweise vereinigt sind zu Merochromosomen, oder schließlich zu Holochromosomen. Im praktischen Gebrauche wird man daher kurz die Chromomeren nach dem Verhalten der Chromiolen charakterisieren dürfen.

Zusammenfassend darf man also sagen, daß vollkommen klar die Fassung des immateriellen Genes ist. Klar muß daher auch jede Ueberlegung sein, welche mit Genen operiert. Das Resultat der statistischen Erbforschung hat das bewiesen.

Sowie aber die materielle Grundlage für die statistischen Geschehnisse gesucht wird, stellen sich Schwierigkeiten ein. Nur Wahrscheinlichkeiten, aber keine schlüssigen Beweise lassen sich hier anführen. Ob es je gelingen wird, die technischen Widerstände gegen eine völlige Durchdringung zu überwinden, muß fraglich bleiben. Aber vielleicht darf man doch sagen, daß es auch Wahrscheinlichkeiten gibt, welche wirklich „wahrscheinlich“ sind. Für einen großen Teil der Vorstellungen über die materiellen Grundlagen des statistischen Geschehens und über die Erbträger selbst darf man dieses Urteil vielleicht doch schon heute fällen und daher mit ihnen als Arbeitshypothesen solange arbeiten, bis es gelungen sein sollte, ihre Unrichtigkeit zu beweisen.

### Die Anderung der Merkmalsbestimmung.

Die Feststellung, daß ein jedes Merkmal der Zusammenwirkung von Genotypus und Plastotypus seine Entstehung verdankt, erscheint geradezu selbstverständlich. Es überrascht daher vielleicht doch etwas, wenn man sehen muß, daß dieser logischen Tatsache nur in den seltensten Fällen Rechnung getragen wird. Insbesondere medizinische Erörterungen lassen hier die erforderliche Klarheit der Ausdrucksweise meist vermissen.

In der Medizin wird nach dem gewöhnlichen Sprachgebrauche unterschieden zwischen konstitutionellen und konditionellen Eigenschaften. Auf die Ausdrucksweise der Genetiker übertragen, besagt aber konstitutionell nichts anderes, als genotypisch, denn Konstitution und Genotypus sind völlig gleichbedeutende Begriffe. Ebenso ist konditionell etwa gleichbedeutend mit plastotypisch bedingt, da Plastotypus und Kondition einander vollkommen entsprechen. Wenn nun alle Merkmale durch das Zusammenwirken von Genotypus und Plastotypus, also von Konstitution und Kondition, bedingt werden, so ist es zweifellos irreführend, wenn man irgendwelche bestimmte Merkmale eines Menschen dadurch hervorzuheben sucht, daß man sie als konstitutionell bezeichnet gegenüber den anderen nur als konditionell bewerteten. Es ist also unbedingt daran festzuhalten, daß an der Entstehung sämtlicher Merkmale eines Organismus Konstitution und Kondition beteiligt sind.

Daß eine solche fundamentale Unklarheit sich mit so großer Zähigkeit festsetzen kann, muß naturgemäß einen besonderen Grund haben. Dieser Grund dürfte darin liegen, daß dem Begriffe des Merkmals gewöhnlich noch eine besondere Nebenbedeutung untergeschoben wird, nämlich diejenige des Unterschiedes. Merkmal ist nach dieser Auffassung nicht eine Eigenschaft eines Organismus schlechthin, sondern es ist eine „besondere“ Eigenschaft, welche ihn von anderen Organismen unterscheidet. So nebensächlich diese Differenz der Auffassungsweise erscheint, so bedeutungsvoll ist sie. Werden nämlich zwei Organismen untereinander verglichen, so können etwaige Differenzen zwischen ihnen naturgemäß durch Differenzen des Genotypus (Konstitution) oder des Plastotypus (Kondition) oder beider zusammen bedingt sein. „Merkmal“ ist also dann gleichbedeutend mit „Unterschied“.



In diesem Fall kann man also mit Recht sagen, daß ihre Merkmale konstitutionell oder konditionell von einander abweichen, oder mit anderen Worten, daß die Verschiedenheit der Merkmale konstitutionell oder konditionell bedingt sei.

Eine besondere Bedeutung gewinnt diese Überlegung dann, wenn nicht die Eigenschaften zweier verschiedener Organismen miteinander verglichen werden, sondern die Eigenschaften desselben Organismus zu verschiedenen Zeiten. In vielen Fällen wird man dann Veränderungen beobachten können, welche als Vorgang oder als Resultat zum Gegenstand der Erörterung gemacht werden. Einige Beispiele vermögen das mit Leichtigkeit zu erläutern.

In der Pflanzenphysiologie spielt die kausale Bedingtheit von Bewegungsvorgängen eine große Rolle. Dabei pflegt man als „*aetionom*“ solche Bewegungsvorgänge zu bezeichnen, deren Auslösung mit Sicherheit auf eine Änderung des Milieus zurückgeführt werden kann. Das Auftreten heliotropischer Krümmungen bei einer Ersetzung vorheriger diffuser Beleuchtung durch starke einseitige Beleuchtung kann als besonders klares Beispiel genannt werden. Finden dagegen Bewegungserscheinungen statt, ohne daß irgendwelche Änderungen des Milieus nachweisbar sind, so bezeichnet man dieselben als „*autonom*“. Die Erscheinungen der Nutation dürfen in diesem Zusammenhange vielleicht genannt werden. In manchen Fällen kommt es vor, daß wenigstens geringfügige Änderungen des Milieus als Auslösungsursachen beteiligt sind; man kann dann wohl auch von „*kryptonomen*“ (Gassner) Vorgängen sprechen.

In der Medizin steht die kausale Bedingtheit des Entstehens von Krankheitszuständen im Mittelpunkt des Interesses. Wenn bei praktisch völlig gleich bleibendem Milieu sich mit zunehmendem Alter eines Menschen das Bild einer *Dementia praecox* entwickelt, so wird man von einer „konstitutionell“ bedingten Veränderung sprechen. Treten dagegen bei einem Menschen im Anschluß an eine *Spirochaetose* die Erscheinungen der Paralyse auf, so wird man darin eine „konditionell“ bedingte Veränderung erblicken müssen, welche auf die äußere Ursache der Infektion zurückzuführen ist.

Der sachliche Parallelismus zwischen der Ausdrucksweise für Vorgänge und Zustände läßt sich an den genannten Beispielen aus Botanik und Medizin ohne weiteres erkennen. Durch Zurück-

führen auf eine einheitliche Nomenklatur im Anschluß an die eingangs abgeleiteten Grundbegriffe der Phänogenetik kann er klarer hervorgehoben werden.

Durch Besonderheiten des Genotypus bedingte Änderungen oder Verschiedenheiten des Phänotypus wird man als autonom oder konstitutionell oder zusammenfassend als *genonom* bezeichnen. Dabei dürften die entscheidend größte Rolle wohl stets die Verschiedenheiten spielen, welche auf die Auswirkungen des Idiotypus zurückzuführen sind. Solche vom Idiotypus bedingte Merkmalsunterschiede wird man als *idionom* bezeichnen.

*Idionom* ist alles, was vom Idiotypus bedingt wird.

Den *idionomen* gegenüber treten die Unterschiede, welche auf den Auxotypus zurückzuführen sind, ganz zurück. Als Beispiel für auxonome Differenzen sei nur an die farblosen Zellen von Flagellaten erinnert, welche durch Verlust des Chromatophors bei gestörter Zellteilung entstanden sind (Pascher) oder an die Zellen gewisser Zierpflanzen, deren „kranke“ Chloroplasten kein Chlorophyll bilden können (Correns).

Im Gegensatz dazu kann man alle Differenzen, welche auf die Einwirkung des Milieus im weitesten Sinne zurückzuführen sind, welche also vom Plastotypus bedingt sind, als *aetionom* oder konditionell oder zusammenfassend als *plastonom* bezeichnen.

*Plastonom* ist alles, was vom Plastotypus bedingt wird.

Dabei wird es nomenklatorisch nur eine relativ geringe Bedeutung haben, welcher Teil des Plastotypus die entscheidende Rolle spielte. Eine Unterscheidung der *plastonomen* Merkmalsdifferenzen oder Merkmalsänderungen in paratypisch bedingte oder paranome und peritypisch bedingte oder perinome wird in den meisten Fällen entbehrlich sein.

Dieselben Überlegungen, wie sie hier für Merkmalsänderungen und Merkmalsdifferenzen an ein und demselben Organismus angestellt wurden, dessen verschiedene Stadien zu vergleichen waren, gelten naturgemäß auch in vollem Umfange für den Fall, daß mehrere Organismen miteinander verglichen werden. Ein genaueres Eingehen darauf erübrigt sich daher wohl.

In manchen Fällen ist es nun von Wert, die Ursachen für das Auftreten eines bestimmten Merkmals, welches etwa den Charakter einer Neuerscheinung hat, mit einem kurzen Namen



zu belegen. Verantwortlich für das Auftreten einer solchen Neuerung ist in jedem Falle die Änderung oder „Kinese“ (Lenz, Siemens) eines der phänotypischen Faktorenkomplexe. Es stehen einander also als prinzipiell verschieden gegenüber die Änderungen des Genotypus oder die Genokinese und die Änderung des Plastotypus oder die Plastokinese.

Beide Bezeichnungen werden im allgemeinen nicht ausreichen, sondern man wird praktisch stets zurückgreifen auf die Teilgruppen der den Phänotypus bestimmenden Faktorenkomplexe, von denen wiederum nur zwei von größter Bedeutung sind.

Unter den Umständen wird man von einer Idiokinese sprechen, wenn der Idiotypus sich änderte. Das kann geschehen durch Austausch einzelner Anlagen (Kombination), Häufung einzelner Anlagen (Aggregation) oder Änderung einzelner Anlagen (Mutation). Die Bezeichnung Auxokinese für eine Änderung des Auxotypus, wie etwa bei dem erwähnten Chromatophorenverlust, dürfte praktisch entbehrlich sein.

Eine größere Rolle spielt dann wieder die Änderung des Paratypus, welche als Parakinese zu bezeichnen wäre. Sie ist es, welche für das ominöse „Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften“ eine entscheidende Rolle spielt. Eine besondere Bezeichnung für Änderungen des Peritypus als Perikinese wird für die Praxis wohl nicht erforderlich sein.

Eine Änderung innerhalb eines der vier fundamentalen Faktorenkomplexe, welche die Phänogenese bestimmen, gewinnt dann direktes Interesse, wenn sie eine Veränderung der Erscheinungsweise im weitesten Sinne zur Folge hat. Da man jede solche Veränderung des Phänotypus auch allgemein eine Variation nennen kann, so bezeichnet das Resultat eine Variante.

Je nachdem, was nun eine Veränderung erfahren hat, kann man verschiedene Arten von Varianten unterscheiden. Ist nur eine Änderung der Erscheinungsweise schlechthin feststellbar, so spricht man von einer Phänovariante. Wenn dagegen bekannt ist, daß ein bestimmter der vier Faktorenkomplexe eine Änderung erfuhr, so wird man darauf besonders hinweisen.

Genovariante ist eine durch Änderung des Genotypus entstandene andere Erscheinungsform.

Innerhalb der Genovarianten wird man naturgemäß wiederum unterscheiden können zwischen Idiovarianten, bei welchen der

Idiotypus eine Veränderung erfuhr, und Auxovarianten, bei welchen der Auxotypus sich veränderte.

Plastovariante ist eine durch Aenderung des Plastotypus entstandene andere Erscheinungsform.

Unter den Plastovarianten wird man ebenfalls zwei verschiedene Arten unterscheiden, nämlich Paravarianten, welche einer Aenderung des Paratypus ihre Entstehung verdanken, und Perivarianten, welche durch eine Aenderung des Peritypus veranlaßt wurden.

### 3.

#### Die Bedingtheit der Merkmalswiederkehr.

Der Begriff der Vererbung ist dem allgemeinen Sprachgebrauch entnommen. Dort aber findet er Anwendung auf zweierlei verschiedene Dinge, nämlich auf die Weitergabe von Eigentum und von Eigenschaften.

Unter Eigentum werden dabei Merkmale verstanden, welche unmittelbar und an sich unverändert von einer Generation auf die andere weitergegeben werden; der sachliche Besitz, welcher etwa in einem von Generation zu Generation vererbten Schmuckstück bestehen mag, stellt das typische Beispiel dar.

Eigenschaften sind demgegenüber Merkmale, welche nicht unmittelbar als solche weitergegeben werden, sondern welche nur bei der nächsten Generation selbständig wieder zur Entfaltung gelangen; das üppige Haar der Mutter wird nicht der Tochter direkt vererbt, wie ein Schmuckstück, sondern bei der Tochter tritt ein entsprechender Haarwuchs auf, welcher zur Bildung entsprechend üppigen Haares führt. Um beiden Fällen gerecht zu werden, würde demnach in seiner weitesten Fassung der Begriff der Vererbung so zu definieren sein, daß man sagt: Vererbung ist der Vorgang, welcher die gesetzmäßigen Beziehungen der Merkmale zwischen Vorfahren und Nachkommen bedingt. Auf Grund der vorangegangenen Erörterung ist dann aber weiterhin die Merkmalswiederkehr ganz allgemein auf doppeltem Wege möglich.

Man könnte nun vermuten, daß die Weitergabe von Eigentum beschränkt sei auf die Vererbung von Sachwerten und Aehnlichem beim Menschen. Das trifft aber nicht zu, denn wenn auch nicht das Gleiche, so doch sachlich Gleichzustellendes kommt auch anderwärts vor. Erinuert sei nur daran, daß der Besitz im

Blute gelösten Chlorophylls, welches eine Raupe direkt aus ihrer Nahrung entnahm und welches bei der folgenden Metamorphose nicht angegriffen wird, durch Speicherung in den Eizellen auf die nächste Generation übergeht und den ausschlüpfenden Räupchen ihre grüne Farbe verleiht (Prell). Auch die Weitergabe eines Zellfortsatzes bei *Paramaecium*, welche durch mehrere Generationen verfolgt werden konnte (Jennings), gehört hierher.

Solche Weitergabe von Eigentum sucht man biologisch zu trennen von der Wiederkehr von Eigenschaften, welche erst jedesmal neu entwickelt werden müssen. Demgemäß wird wohl in der Regel die Weitergabe von Eigentum als „Tradition“ besonders hervorgehoben und nicht als eigentliche Vererbung aufgefaßt. Wir gelangen somit durch Ausscheidung der Weiterleitung zu einer neuen und engeren Umschreibung des Begriffes Vererbung, welche nur noch die Wiederkehr von Eigenschaften anerkennt: Vererbung ist der Vorgang, welcher die gesetzmäßige Wiederentfaltung von Merkmalen der Vorfahren bei den Nachkommen bedingt. Von dieser engeren Fassung darf für das Folgende ausgegangen werden.

Wenn die Entstehung eines bestimmten Merkmales daran gebunden ist, daß bestimmte Kombinationen von Idiotypus und Auxotypus mit Paratypus und Peritypus die Phänogenese leiten, so ist die gesetzmäßige Wiederkehr des betreffenden Merkmales daran gebunden, daß eine entsprechende Kombination wiederkehrt. Das läßt sich naturgemäß nicht an jedem Merkmal schlechthin verfolgen, sondern nur an einem „charakteristischen“ Merkmale, oder anders ausgedrückt, nur einem abweichenden oder unterscheidenden Merkmale, also einer „Besonderheit“.

Weiter haben wir oben ermittelt, daß eine solche Besonderheit des Aussehens beruhen kann auf einer Besonderheit eines jeden der vier beteiligten Faktorenkomplexe. Die Besonderheit des Aussehens kann also idionom oder auxonom, paranom oder perinom sein. Dementsprechend muß dann auch die Wiederkehr des besonderen Aussehens auf einer Wiederkehr der entscheidenden Besonderheit eines Faktorenkomplexes beruhen. Auch die Wiederkehr eines Merkmales kann demnach idionom oder auxonom, paranom oder perinom sein.

Die Übertragung eines Faktorenkomplexes ist nun als eine „Phorie“ (Siemens) bezeichnet worden. Man wird also die Über-

tragung eines bestimmten, durch seine Auswirkung als Merkmal hervorhebenswert gewordenen Idiotypus als Idiophorie bezeichnen dürfen. Ebenso kann die Wiederkehr eines Merkmales durch die Übertragung des gleichen Paratypus oder durch Paraphorie, durch die Übertragung des gleichen Auxotypus oder durch Auxophorie bedingt sein. Daß es sich hierbei nicht stets um Übertragung des ganzen betreffenden Faktorenkomplexes handeln muß, sondern meist nur um die Übertragung eines oder mehrerer besonders bemerkenswerter Einzelfaktoren, bedarf kaum einer besonderen Betonung. Der Umweltseinfluß kann naturgemäß nicht in diesem Sinne übertragen werden; die Wiederkehr eines unterscheidenden Merkmales, das durch einen bestimmten, wieder herrschenden Peritypus bedingt wurde, beruht also auf Scheinübertragung oder Pseudophorie.

Sieht man von den Komplikationen ab, welche durch gleichzeitige Änderung mehrerer Faktorenkomplexe bedingt werden, so haben sich also für die Wiederkehr eines bestimmten, unterscheidenden Merkmales durch Zurückführen eben auf die vier genannten fundamentalen Faktorenkomplexe der Phänogenese vier Möglichkeiten ergeben:

1. idionome Merkmalswiederkehr (auf Grund von Idiophorie),
2. auxonome Merkmalswiederkehr (auf Grund von Auxophorie),
3. paranome Merkmalswiederkehr (auf Grund von Paraphorie),
4. perinome Merkmalswiederkehr (auf Grund von Pseudophorie).

Diese vier Möglichkeiten der Merkmalswiederkehr oder Vererbung im weitesten Sinne sind auf deduktivem Wege abgeleitet worden. Es fragt sich, ob sie auch tatsächlich bekannt geworden sind. Diese Frage läßt sich rückhaltlos bejahen.

Perinom ist die Merkmalswiederkehr dann, wenn etwa eine *Primula sinensis rubra* durch Überführung in das Warmhaus weißblühend gemacht wird, und wenn ihre Nachkommen, die auch im Warmhaus stehen, ebenfalls weiß blühen.

Auxonom ist die Merkmalswiederkehr, wenn ein Flagellat durch eine Störung des Teilungsmechanismus sein Chromatophor verliert und nun weiterhin nur Nachkommen hervorbringt, welche kein Chromatophor mehr besitzen (*Chrysarachnion insidians*).

Paranom ist die Merkmalswiederkehr, wenn eine Pflanze durch gute Ernährung zu üppigerem Wachstum gelangte und dann auch üppigere Nachkommen hervorbringt, weil sie ihrem Samen reichlich Nährmaterial mitgeben konnte („Nachwirkung“).

Idionom ist die Merkmalswiederkehr, wenn nach der Verbindung einer grünsamigen und einer gelbsamigen Erbsenrasse die Grünsamigkeit bei einem Viertel der Nachkommen in der Enkelgeneration wieder in Erscheinung tritt.

Von diesen vier Arten der Merkmalswiederkehr ist die letzte diejenige, deren Kenntnis am weitesten gefördert worden ist. Nur bei ihr darf man heute schon davon sprechen, daß ihre Gesetzmäßigkeit in weitgehendem Maße erkannt worden ist.

So ist es kein Wunder, daß die idionome Merkmalswiederkehr auch den Begriff der Vererbung ganz für sich mit Beschlag belegt hat. Ja man kann geradezu sagen, daß die idionome Merkmalswiederkehr die Vererbung im eigentlichen Sinne charakterisiert. Man gelangt also schließlich zu einer engsten Definition des Begriffs der Vererbung, welcher etwa so gefaßt werden kann: Vererbung ist der Vorgang, welcher die idionomen Beziehungen zwischen den Merkmalen der Vorfahren und Nachkommen bedingt. Daß diese Beziehungen in den meisten Fällen in der Merkmalswiederkehr zu suchen sind, liegt in der Natur der Sache, ist aber keineswegs als selbstverständlich oder notwendig anzusehen. Die Merkmalswiederkehr auf idionomer Basis, also die Vererbung im engsten Sinne ist es, deren Gesetzmäßigkeiten weiterhin einer genaueren Analyse unterzogen werden sollen.

Als charakteristisches Beispiel für idionome Merkmalswiederkehr wurde der von Mendel analysierte Fall des Verhaltens zweier Erbsenrassen bei der Kreuzung gewählt. Eine besondere Berechtigung dafür läßt sich aus verschiedenen Gründen herleiten.

Der Sachverhalt bei solchen Erbsenkreuzungen war schon vor Mendel bekannt. Mendel aber war es, welcher zuerst die Gesetzmäßigkeit des Vorganges erkannte, und welcher in der sorgfältigen Statistik die Methode einführte, durch welche es gelingt, die Gesetzmäßigkeit nachzuweisen. Mendel war es auch, welcher zuerst von dem Merkmal als solchem abstrahierte und aus dem Verhalten der Merkmale das Verhalten der merkmalsbestimmenden Faktoren erschloß. Damit nahm er die scharfe Trennung von

Merkmal und Anlage vor, durch welche erst die spätere exakte Erbllichkeitsforschung ermöglicht wurde, und deren entscheidende Konsequenz, die grundsätzliche Trennung von Phänogenese und eigentlicher Vererbung, trotz mancherlei Vermittlungsversuchen immer noch die Basis des Fortschrittes auf erbbiologischem Gebiete sein muß.

So ist das vorher schon wiederholt beschriebene Verhalten zweier verschiedensamiger Erbsenrassen in Mendel's Hand zum Fundamente einer ganzen Wissenschaft geworden, der man mit vollem Rechte nach ihrem Begründer den Namen des Mendelismus beigelegt hat. Haben wir nun den Erbsenfall als typisches Beispiel der idionomen Merkmalswiederkehr bezeichnet, so haben wir damit auch das Gebiet des Mendelismus umschrieben.

Mendelismus ist die Lehre von der idionomen Merkmalswiederkehr.

Wie gesagt, war es die Statistik, welche Mendel als Methode der Erbllichkeitsforschung durchführte. Statistik ist denn auch die Methode des Mendelismus geblieben. Man kann also ganz allgemein den Mendelismus als eine statistische Wissenschaft bezeichnen.

Zahllose Versuche haben eine größere Anzahl von statistischen Gesetzmäßigkeiten des Mendelismus erkennen lassen. Drei Prinzipien sind es, welche die Grundlage aller mendelistischen Erwägungen bilden. Verschiedene Regeln, welche die Gültigkeit dieser Prinzipien begrenzen, lassen dann im Rahmen des Mendelismus verschiedene Untertypen unterscheiden. So zerfällt dann die Vererbungslehre im engeren Sinne, oder die Lehre von der alternativen Vererbung, wie man den Mendelismus auch nennen kann, in eine Reihe von Vererbungstypen, deren Ableitung im Folgenden versucht werden soll.

#### 4.

Die Prinzipien der idionomen Merkmalswiederkehr.

Drei Prinzipien charakterisieren das Vorliegen einer Merkmalswiederkehr auf Grund von Mendelismus (Prell). Ihre Umschreibung muß daher für das weitere die Grundlage bilden.

I. Das Prinzip der Autonomie der Gene oder der primären Selbständigkeit der Anlagen. Es besagt: Das Erbgut eines Organismus besteht aus einzelnen unabhängigen Erbanlagen.



Die Gesamtheit der Erbanlagen, welche den Idiotypus eines Organismus bilden, ist nicht in sich geschlossen, sondern setzt sich aus zahlreichen primär selbständigen Anlagen oder Genen zusammen. Die verschiedenen Gene, welche den Idiotypus eines Organismus bilden, können daher unabhängig von einander von Generation zu Generation weitergegeben werden. Diese Unabhängigkeit ist aber nicht unbeschränkt, sondern sie findet ihre Grenze in der Weise, wie die anderen Prinzipien und deren als Regeln gefaßte Gültigkeitsformen sie bestimmen.

II. Das Prinzip der Zygonomie der Gene oder der gesetzmäßigen Zuordnung der Anlagen. Es besagt: Die Erbanlagen der verschiedenen (haploiden) Anlagegarnituren mehr-ider (diploider bzw. pleoploider) Organismen sind einander gesetzmäßig (paarweise bzw. entsprechend vielfältig) zugeordnet.

Das Prinzip der Zygonomie oder Paarständigkeit der Gene bezieht sich auf die Gesetzmäßigkeit, welche Bateson als Allelomorphismus bezeichnete. Eine Folge seiner Gültigkeit ist es, daß man bei diploiden Organismen Anlagenpaare unterscheiden kann, welche beim Uebergang des Diplonten in die Haplophase getrennt werden, und von denen nur je ein Paarling in einen Haplonten gelangen kann, während der andere gesetzmäßig ausgeschlossen ist und in den anderen Haplonten gehen muß.

III. Das Prinzip der Seironomie der Gene oder der gesetzmäßigen Beiordnung der Anlagen. Es besagt: Die Erbanlagen jeder einzelnen (haploiden) Anlagegarnitur eines mehr-ider (diploiden bzw. pleoploiden) Organismus sind einander gesetzmäßig (in bestimmter Gruppierung) beigeordnet.

Das Prinzip der Seironomie oder Gruppenständigkeit der Gene bezieht sich einerseits auf die Gesetzmäßigkeit, welche als (sekundäre) Unabhängigkeit der Anlagen bezeichnet wird, und andererseits auf die Gesetzmäßigkeit, welche Bateson als Koppelung bezeichnete. Eine Folge seiner Gültigkeit ist es, daß gewisse Anlagen völlig unabhängig voneinander, nur nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit kombiniert, bei den Sprößlingen wiederkehren, während andere fest (total) oder wenigstens in bestimmtem Prozentsatz der Fälle (partiell) aneinander gebunden weitergegeben werden können.

Die Ermittlung dieser drei fundamentalen Prinzipien des Mendelismus ist ein Resultat der statistischen Erbforschung. Die Statistik, deren Frucht sie sind, baut sich auf eine solche Fülle von Einzelbeobachtungen und Experimenten auf, daß irgendwelche Zweifel an der Gültigkeit der drei Prinzipien des Mendelismus nicht mehr berechtigt sind.

Wenn nun der Mendelismus gleichbedeutend ist mit der Gesetzmäßigkeit der idionomen Merkmalswiederkehr, so ist zu verlangen, daß den statistisch ermittelten Prinzipien gewisse feststehende morphologische Tatsachen und Vorgänge zu Grunde liegen. In der Tat hat sich ein weitgehender Parallelismus zwischen statistischem und cytologischem Geschehen herausgestellt, auf den mit wenigen Worten hingewiesen sei. Dabei muß man sich allerdings der Tatsache bewußt sein, daß der Nachweis eines solchen Parallelismus zwischen cytologischem und statistischem Geschehen wohl die Verknüpfung beider Erscheinungen als Ursache und Wirkung außerordentlich nahe zu legen vermag, daß ein endgültiger Beweis dafür aber kaum wird geführt werden können.

Zuerst war es das Prinzip der Zygonomie der Gene, welches auf morphologische Basis zurückgeführt wurde. Die überraschende Tatsache, daß die Chromosomenzahl der Gameten halb so groß war, wie die Chromosomenzahl der Zygoten, legte den Schluß recht nahe, daß dieses Verhalten der Grund für die Erscheinung der Spaltung von Merkmalspaaren oder besser von Anlagenpaaren bei der Vererbung sei. Ergänzt wurde diese Sachlage noch durch die Resultate bei der Analyse der synaptischen Phänomene, bei welchen sich zeigte, daß vor den Reifungsteilungen die Chromosomen paarweise zusammentreten, und daß nur eine der beiden Reifungsteilungen Spaltstücke ganzer Chromosomen, wie bei jeder normalen Zellteilung von einander sonderte, während die zweite die Paarlinge der durch Syndese entstandenen Chromosomenpaare trennt. Die letzte Bestätigung schließlich bot der Befund, daß nicht beliebige Chromosomen sich bei der Syndese zusammenschlossen, sondern bestimmte, einander morphologisch gleichende, oder wenigstens weitgehend ähnelnde oder entsprechende. Das Schema der Chromosomenverteilung, wie es nach dem mikroskopischen Bilde rekonstruiert werden mußte, entsprach vollkommen dem Schema der Anlagenverteilung, wie es aus der Statistik der züchterischen Vererbungsversuche



erschlossen wurde. Die von Sutton und Boveri aufgestellte Theorie, daß beide Schemata nicht nur äußerlich, sondern auch sachlich als gleichbedeutend anzusehen seien, dürfte daher heutigen Tages wohl kaum noch auf ernsthaften Widerspruch stoßen.

War so in einer Richtung erst einmal volle Klarheit erreicht, so konnte von dieser Basis aus weiter vorgegangen werden.

Wenn die Spaltung der syndetisch verbundenen Chromosomenpaare für die Spaltung der Anlagen verantwortlich gemacht werden sollte, so lag es nahe, für die unabhängige Verteilung verschiedener Anlagen auf die Nachkommen, wie sie schon Mendel mitgeteilt hatte, die zufallsbestimmte Verteilung von Paarlingen verschiedener Chromosomenpaare auf die reduzierten Tochterzellen verantwortlich zu machen. Die Boveri-Sutton'sche Theorie geht demgemäß auch von dieser Annahme aus.

Eine direkte Zurückführung des Prinzips der Seironomie auf cytologische Grundlagen stieß trotzdem auf einige Schwierigkeiten. Die Chromosomen, welche sich bei der Syndese vereinigten, zeichneten sich ja gerade dadurch aus, daß sie einander sehr ähnlich waren. Es war also unmöglich, sie alle nach morphologischen Zügen wiederzuerkennen und so mit einem Schlage die Verhältnisse zu analysieren. Damit war aber der Nachweis, daß die vom Vater (androphänen Diplonten = ♂) durch den männlichen Gameten (arrhenophänen Haplonten = ♂) und die von der Mutter (gynophänen Diplonten = ♀) durch den weiblichen Gameten (thelyphänen Haplonten = ♀) in die Zygote eingebrachten Chromosomen nicht wieder in ihrer alten Gruppierung in die Tochterzellen gelangten, außerordentlich erschwert. So kommt es, daß der entscheidende Nachweis auf Umwegen erbracht werden mußte.

Auf der einen Seite mußte festgestellt werden, wie sich die Zahl der im Mendel'schen Sinne im gleichen Erbgange unabhängig von einander vererbbaaren Anlagen zur Zahl der Chromosomen verhielte. Es war daher von größter Bedeutung, daß die Zahlenwerte für die mikroskopisch festgestellten Chromosomen und für die statistisch als unabhängig vererbbar ermittelten Anlagen sich als identisch erwiesen. Auf der anderen Seite mußte darauf hingestrebt werden, Aufklärung darüber zu gewinnen, ob wenigstens gewisse Chromosomen unabhängig verteilt werden, oder ob sie jeweils in den Gruppen wieder in die Haplonten gelangten, in denen sie aus den großelterlichen Haplonten (II)

in den elterlichen Diplonten ( $F_1$ ) eingegangen waren. Die Untersuchung des Verhaltens der Geschlechtschromosomen bot hier die ersten Anhaltspunkte. Klarheit konnte aber erst gewonnen werden, als es gelang, an scheinbar nebensächlichen Zügen, wie charakteristischen Knickungen, bestimmte Chromosomen wiederzuerkennen und so die Partner der einzelnen Paare bei mehreren Paaren derselben Zygote zu unterscheiden (Carothers). Wie zu erwarten war, führte die mikroskopische Untersuchung zur Feststellung einer zufallsbestimmten Verteilung der Chromosomen der einzelnen großelterlichen Garnituren ( $II$ ) auf die Gameten ( $\phi_1$ ) für die Bildung der Enkelgeneration ( $F_2$ ). Eine Gegenüberstellung der statistisch ermittelten Tatsachen und der morphologischen Verhältnisse läßt ihren Parallelismus nicht mehr verkennen. Man darf daher wohl als gesichert hinnehmen, daß das Prinzip der Seironomie auf dem Verhalten verschiedener Teile der beteiligten Chromosomengarnituren zu einander beruht.

Am schwierigsten ist es naturgemäß, der morphologischen Basis des Prinzips der Autonomie der Gene nachzugehen. Durch die Zurückführung des Prinzips der Seironomie auf das Verhalten von Teilen der Chromosomengarnituren zu einander und durch Zurückführung des Prinzips der Zygonomie auf das Verhalten von homologen Teilen verschiedener Chromosomengarnituren zu einander ist der weitere Weg ziemlich klar gewiesen. Da die immateriellen Kräftekomplexe, welche wir „Gene“ nennen, aller Wahrscheinlichkeit nach an die chromatischen Elemente des Kernes gebunden sind, so fragt es sich, ob diese chromatischen Elemente im Einzelnen als genuin zu betrachten sind. Durch die vorangegangenen Erörterungen muß die Beantwortung dieser Frage in gewissem Sinne schon als bejaht angesehen werden.

Wenn bei irgend einem Organismus stets ganz bestimmte Chromosomen auftreten, welche oft ganz charakteristische Gestalt haben, und wenn bei der Teilung stets gleiche Tochterelemente daraus hervorgehen, so darf man wohl sagen, daß nicht nur der Kern als Ganzes, sondern das Chromosom als solches den Charakter einer genuinen Bildung besitzt. Boveri's Studien über die Individualität der Chromosomen haben dieser Auffassung schon längst die nötigen cytologischen Grundlagen geboten, die seither wohl bestätigt, nicht aber erschüttert werden konnten. Gewichtige Ergänzungen hat die Boveri'sche Theorie allerdings erfahren. Die cytologische Untersuchung hat in dieser Richtung

zweierlei Probleme weiter geklärt. Einerseits hat sich nachweisen lassen, daß nicht nur die Chromosomen als Ganzes genuin sind, sondern daß sie in sich Teilelemente, Chromomeren, unterscheiden lassen, welche sich auch als genuin erweisen (Wenrich). Andererseits hat sich herausgestellt, daß die Chromosomen gelegentlich ihre Einheitlichkeit verlieren, indem sie sich in Teilchromosomen zerlegen (Fragmentation). Durch erneute Verschmelzung (Syzygie) der Teilchromosomen (Merochromosomen) können dann zwar wieder Vollechromosomen (Holochromosomen) gebildet werden, aber bei diploiden Organismen besteht dann der Verdacht, daß während der Neuverbindung ein Austausch von Teilstücken zwischen den Partnern stattfinden konnte. Die neuen Vollchromosomen enthalten wohl alle unterscheidbaren kleinsten Teilstücke wieder, aber es ist nicht auszuschließen, daß einige derselben von den anderen Paarlingen des Chromosomenpaares entliehen sind. Auf diese Weise erfährt die Theorie von der Individualität der Chromosomen insofern eine Ausgestaltung, als unter Individualität nicht eine materielle oder wenigstens genuine Individualität der gesamten Chromosomen zu verstehen ist, sondern nur eine materielle oder genuine Individualität ihrer Teilstücke, der Chromomeren. Damit ist allerdings das tatsächliche Verhalten noch nicht ganz umschrieben, denn die cytologische Analyse zeigte ja, daß die Reihenfolge der Chromomeren, sofern sich dieselben irgendwie morphologisch unterscheiden, normalerweise immer als beständig erweist. Die lineare Anordnung der Teilstücke innerhalb der Chromosomen ist also morphologisch festgelegt und damit eine Individualität der Chromosomen in Bezug auf den Charakter ihrer Zusammensetzung.

So tritt an die Stelle der Theorie von der Individualität der Chromosomen im Sinne Boveri's zweierlei, nämlich einerseits die Theorie von der taktischen Individualität der Chromosomen<sup>1)</sup> und andererseits die Theorie von der genuinen Individualität der Chromomeren.

<sup>1)</sup> Der Begriff der taktischen Individualität schließt sich weitgehend an den der Manöveriereinheit im Sinne Fick's an. Es handelt sich dabei um einen Individualitätsbegriff höherer Art, dessen Charakter man sich am leichtesten an dem Beispiele klar macht, von dem Fick ihn entlehnt hat, nämlich einem Truppenteil, der seine Individualität nicht verliert, auch wenn einzelne Personen aus demselben ersetzt werden, oder wenn er vorübergehend gesprengt und dann wieder zusammengeschlossen wird.

Die genuine Individualität der Chromomeren ist es, welche wir schon jetzt als morphologische Parallele der Autonomie der Gene ansehen dürfen. Ob diese Parallele der Ausdruck einer tieferen Beziehung ist, wie mit guten Gründen im Anschlusse an die Erfahrungen über partielle Aggregation (deficiency und duplication) vermutet wird, muß gegenwärtig noch als strittig gelten. Es besteht aber wohl kein Zweifel, daß über diesen Punkt in absehbarer Zeit eine einheitliche Ansicht Platz greifen wird. Wenn das geschehen ist, wird man in der genuinen Individualität der Chromomeren auch die morphologische Ursache der Autonomie der Gene anerkannt haben.

Ein Rückblick lehrt uns, daß demgegenüber die beiden anderen Prinzipien der idionomen Merkmalswiederkehr, das Prinzip der Zygonomie, wie das der Seironomie, morphologisch nur auf der taktischen Individualität der Chromosomen beruhen. So ist auch erklärlich, daß sie nicht gleichwertig neben dem Prinzip der Autonomie stehen, sondern daß sie seine Gültigkeit nach besonderen Gesetzmäßigkeiten einschränken, daß sie seine Existenz zur Voraussetzung haben, daß sie ihm aber in der Auswirkung übergeordnet sind.

## 5.

### Die Regeln der idionomen Merkmalswiederkehr.

Die Gültigkeit der drei statistischen Prinzipien, des Prinzips der Autonomie, der Zygonomie und der Seironomie, bildet, wie vielleicht nochmals ausdrücklich hervorgehoben werden darf, die Grundlage des Mendelismus. Wenn es gelang, sie auf feste Gesetz-

---

Von taktischer Individualität zu sprechen, dürfte zweckmäßiger sein als die Morgan'sche Ausdrucksweise anzuwenden, nach welcher man von einer „linearen Anordnung der Gene“ sprechen sollte. Es erscheint mir hier, wie stets, wünschenswert, statistisches und morphologisches Erfassen grundsätzlich zu trennen. Behandelt nun die Statistik das Verhalten der immateriellen Gene, während die letzten faßbaren Einheiten für die morphologische Untersuchung in den Chromomeren zu erblicken sind, so ist damit der Weg für eine logische Ausdrucksweise vorgezeichnet. Statistisch ergibt sich nie eine lineare Anordnung, denn immaterielle Kräftekomplexe können kaum linear verbunden gedacht werden, sondern nur ein charakteristisches Zusammengehören, eine Gruppenverknüpfung (Seironomie). Morphologisch tun wir aber gut, nicht die Linienförmigkeit der Anordnung, sondern vor allem die spezifische Gesetzmäßigkeit der Anordnung (taktische Individualität) zu betonen, denn auf diese kommt es an erster Stelle an.

mäßigkeiten des cytologischen Verhaltens und Geschehens zurückzuführen, so darf man sie auch als äußeren Ausdruck des Vorliegens einer idionomen Merkmalswiederkehr ansehen.

Von den drei Prinzipien gilt das erste, das Prinzip der Autonomie stets in gleicher Weise. In ihm mußte ja schon bei der Ableitung der morphologischen Grundlagen die Voraussetzung für alles übrige erblickt werden. So bedarf es denn weiterhin auch keiner ergänzenden Behandlung.

Den beiden anderen Prinzipien dagegen wohnt ihrer cytologischen Basis nach ein anderer Charakter inne. Wie schon betont wurde, beruhen sie auf der taktischen Zusammengehörigkeit von Erbträgern. Diese taktische Zusammengehörigkeit kann aber nicht nur in so verschiedener Weise vorliegen, wie es das Vorhandensein zweier Prinzipien erkennen läßt, sondern sie kann auch in verschiedenem Grade auftreten.

Um den Charakter einer idionomen Merkmalswiederkehr zu umschreiben, genügt es also nicht, nur die Gültigkeit der drei Prinzipien des Mendelismus nachzuweisen, sondern es muß auch die Form berücksichtigt werden, in welcher das Prinzip der Zygonomie und das der Seironomie in Erscheinung treten. Es kommt dann nicht mehr auf die Prinzipien als solche an, sondern auf ihre Geltungsform. Diese Geltungsform aber findet ihren Ausdruck in besonderen Regeln, welche die Gesetzmäßigkeit der Merkmalswiederkehr bestimmen.

Waren die Prinzipien des Mendelismus auf Grund gesicherter statistischer Ergebnisse gewonnen, so müssen naturgemäß auch die Regeln für die Gesetzmäßigkeiten der mendelistischen Merkmalswiederkehr auf statistischer Basis beruhen. Die Regeln des Mendelismus sind also in erster Linie als statistische Regeln zu fordern und demgemäß auch zu fassen. Nachdem aber die Prinzipien auf gewisse morphologische Erscheinungen zurückgeführt waren, muß es auch möglich sein, die Regeln auf morphologisches Verhalten zurückzuführen. Aus diesem Grunde wird es also richtig sein, für jede Regel auch die morphologischen Grundlagen abzuleiten, welche für ihre Gültigkeit verantwortlich zu machen sind.

Auf jedes der beiden noch zu behandelnden Prinzipien beziehen sich je zwei Regeln der statistischen Merkmalswiederkehr. Von diesen ist dann die eine, zuerst gefundene und leichter zu überblickende Regel jeweils im Grunde nur als ein Spezialfall der zweiten anzusehen. Da dieser Spezialfall durch besondere

morphologische Verhältnisse bedingt wird, verdient er aber voll und ganz, dem allgemeineren Geschehen, soweit dasselbe nicht dem Spezialfalle angehört, gegenübergestellt zu werden.

Das Prinzip der Zygonomie der Gene tritt in der Spaltungsregel und in der Wechselspaltungsregel als Grundlage der statistischen Gesetzmäßigkeiten in Erscheinung.

A. Die Spaltungsregel oder Regel von der gleichartigen Spaltung der allelomorphen Anlagenpaare. Sie besagt: Bei der Bildung der Azygoten (Haplonten) spalten sich die allelomorphen Anlagenpaare der Zygoten (Diplonten) in die Anlagen, durch deren Zusammentreffen sie entstanden waren; in jeden der entstandenen Azygoten gelangt dabei stets und nur je ein Paarling eines jeden Anlagenpaares.

Diese Regel wurde bereits von Mendel erkannt, obgleich er es nicht versucht hat, sie in einer kurzen und prägnanten Form festzulegen. Sie umschreibt den Vorgang, welchen man allgemein als Spaltung (Spaltung im engeren Sinne nach Lehmann, zygotische Spaltung nach Correns) oder als Zygolyse (Prell) bezeichnet.

Der Zeitpunkt, an welchem die Spaltung stattfindet, ist in der Tetracytie gegeben. Praktisch bedeutungsvoll pflegt ihr Geschehen erst zu werden, wenn die Haplophase (oder allgemeiner die Azygophase) des Organismus den Charakter von Geschlechtszellen oder Gameten annimmt, was bei den höheren Tieren ja schon unmittelbar nach der Reduktion, bei den höheren Pflanzen kaum später der Fall ist, während bei den niederen Tieren und Pflanzen oft eine mehr oder weniger lange andauernde vegetative Haplophase dazwischen gelegen ist.

Durch den Zeitpunkt der Spaltung ist auch ein Hinweis auf ihre morphologische Basis geboten. Sie wird bedingt durch das Auseinanderweichen der syndetisch verbundenen Chromosomenpaare bei der Reduktionsteilung in der Tetracytie. Die Tatsache, daß bei der Spaltungsregel nur von Anlagenpaaren und einzelnen Paarlingen die Rede ist, weist darauf hin, daß ihre Gültigkeit auf Organismen beschränkt ist, welche in ihrer Zygo-phase diploid sind. Da diese morphologische Voraussetzung praktisch in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle gegeben ist, darf auch die Spaltungsregel als die verbreitetste Geltungsform des Prinzips der Zygonomie angesehen werden.



B. Die Wechselspaltungsregel oder Regel von der gesetzmäßig ungleichartigen Spaltung allelomorpher Anlagengruppen. Sie besagt: Bei der Bildung der Azygoten spalten sich die allelomorphen (pleoploiden) Anlagengruppen der Zygoten in die Anlagen, durch deren Zusammenreffen sie entstanden waren. In jeden der entstehenden Azygoten gelangt dabei stets und nur je die Hälfte der Anlagen einer jeden Anlagengruppe, wobei die Kombination dieser Anlagen abhängig ist von bestimmten, in jedem Einzelfalle feststehenden Beziehungen, nach welchen sich die Anlagen innerhalb der Gruppen zu Paaren vereinigt hatten.

Die Wechselspaltungsregel ergibt sich als statistische Gesetzmäßigkeit bei der Analyse von Erbgängen partiell oder total pleoploider Organismen. Ihre Besonderheit liegt nicht in einem abweichenden Verhalten bei der Spaltung selber, sondern in der Beeinflussung, welche der Vorgang der Syndese durch das Vorhandensein von mehr als zwei allelomorphen Chromosomen erfährt. In einem solchen Falle läßt sich mikroskopisch nachweisen, daß die Syndese beliebig zwischen den Paarlingen stattfinden kann (bei secondary non-disjunction). Im Grunde ist es also nicht wechselnde Spaltung, welche hier entscheidend ist, sondern wechselnde Paarung. Da aber statistisch nicht die Paarung, sondern nur die Spaltung erfaßt werden kann, muß sie auch bei einer Formulierung der Regel auf statistischer Basis in den Vordergrund gestellt werden. Entsprechend dem cytologischen Verhalten der Chromosomen können von den verschiedenen auf den Chromosomen lokalisierten Genen auch beliebige Kombinationen in den Gameten vereinigt werden: Geht man aus von dem Zygoten mit den vier allelomorphen Faktoren A, B, C und D, so können die Gameten in den Paaren AB + CD, AC + BD und AD + BC auftreten, und eine besondere Gesetzmäßigkeit regelt, wie häufig die einzelnen Paare im Verhältnis zu einander vorkommen.

Wie schon vorausgreifend betont wurde, stellen Spaltungsregel und Wechselspaltungsregel nur Spezialfall und Allgemeinfall derselben Gesetzmäßigkeit dar. Wenn nämlich die „in jedem Einzelfalle feststehenden Beziehungen“ zwischen den Anlagen einer „Anlagengruppe“ darin bestehen, daß stets eine bestimmte

Anlage nur einer bestimmten anderen zugeordnet ist, so geht eben aus einer Wechselspaltung die einfache Spaltung hervor. Cytologisch deckt sich das mit der Erscheinung, daß bei beliebigen pleoploiden Organismen mehrere Möglichkeiten der Syndese geboten zu sein pflegen, während das Verhalten diploider Organismen mit nur einer Möglichkeit der Syndese den Spezialfall dazu darstellt.

Die Gesetzmäßigkeiten, unter denen das Prinzip der Seironomie in Erscheinung tritt, regeln sich nach der Trennungsregel und nach der Austauschregel.

C. Die Trennungsregel oder Regel von der gleichartigen Trennung der verschiedenen Anlagenpaare. Sie besagt: Bei der Bildung der Azygoten kombinieren sich die einzelnen Anlagenpaarlinge verschiedener Anlagenpaare des Zygoten nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit miteinander.

Die Trennungsregel wurde bereits von Mendel ermittelt und von ihm besonders betont. Allerdings legte er den Hauptwert dabei nicht auf die Trennung der Anlagen, also die Seirolyse, sondern nur auf eine Folge derselben. Sofern nämlich die Spaltungsregel die Zygonomie bestimmt, ergibt sich von selber, daß bei Gültigkeit der Trennungsregel primär die verschiedenen Gametentypen in gleicher Anzahl entstehen (Aequiproportionalität der Gameten). Daß Mendel auch hier eine besondere Formulierung der gefundenen Gesetzmäßigkeiten als Regel unterließ, liegt im Charakter seiner Arbeitsweise und darf außer Acht gelassen werden.

Die Trennungsregel stellt die einfachste Gesetzmäßigkeit der Trennung (Trennung im engeren Sinne, seirolytische Spaltung nach Correns) oder der Seirolyse (Prell) von Anlagen verschiedener Anlagenpaare dar. Als solche kann sie sich sowohl auf das Verhalten einzelner Anlagen zu einander beziehen, als auch auf das Verhalten bestimmter, festgeschlossener Gruppen von Anlagen oder mit anderen Worten auf das Verhalten von „Komplexen“. Um solche Komplexe würde es sich dann handeln, wenn totale Koppelung von Anlagen vorliegt.

Die morphologische Grundlage für das Gelten der Trennungsregel als Gesetzmäßigkeit der Seironomie ist darin zu suchen, daß die in gleichen Erbgängen verfolgten Anlagenpaare auf verschiedenen Chromosomen gelegen sind. Da die verschiedenen



Chromosomenpaare, wie schon erwähnt, sich bei der Reduktion völlig unabhängig von einander trennen, so wird hierdurch ein Geschehen bedingt, wie es die Trennungsregel statistisch wiedergibt. Die Trennungsregel gilt also dann, wenn es sich um das Verhalten von Anlagenpaaren handelt, welche auf verschiedenen Chromosomenpaaren lokalisiert sind. Nur in einem Sonderfalle, welcher noch zu erwähnen sein wird, gilt diese Annahme nicht. Man darf daher von der statistischen Ermittlung einer Trennungsregel nicht ohne weiteres darauf schließen, daß die untersuchten Anlagenpaare verschiedenen Chromosomen zugehören; in der überwiegenden Menge der Fälle wird der Schluß aber berechtigt sein.

D. Die Austauschregel oder Regel von der gesetzmäßig ungleichartigen Trennung der Anlagen. Sie besagt: Bei der Bildung der Azygoten kombinieren sich die einzelnen Anlagenpaarlinge der verschiedenen Anlagenpaare des Zygonten nach besonderen, in jedem Einzelfalle feststehenden Beziehungen.

Hier handelt es sich darum, daß nicht völlig von einander unabhängige Anlagenpaare im Spiele sind, sondern solche, welche untereinander zu „Komplexen“ verbunden sind. Dadurch, daß diese Komplexe in einem gewissen Prozentsatze der Fälle geschlossen bleiben und im Reste der Fälle gesprengt werden, entsteht eine gesetzmäßige Störung der einfachen Trennung. Das Wesen der Gesetzmäßigkeiten, welche die Austauschregel umschreibt, ist also das Vorliegen einer nur partiellen Koppelung, bei welcher die vorkommenden Komplexe nur in einem Teil der Fälle untereinander Einzelanlagen austauschen.

Die Erscheinung als solche wurde zuerst von Bateson richtig erkannt. Wie Mendel bei der Trennungsregel, so erging es aber Bateson bei der Austauschregel; er beobachtete zunächst nur die Folgen ihres Geltens. Wenn nämlich die Zygonomie von der Spaltungsregel bestimmt wird, so tritt das Vorliegen der Austauschregel dadurch zu Tage, daß die vorkommenden Sorten von Gameten in verschieden zahlreichen Paaren gleichhäufiger Gameten entstehen (Disproportionalität der Gameten).

Diese statistische Disproportionalität der Gameten ist auf verschiedenem Wege morphologisch zu erklären versucht worden. Batesons eigener Versuch, welcher von einer Störung der Teilungsfolge bei der Gametenbildung ausging, ist wohl allgemein verlassen worden. Seine Theorie der Reduplikation widerspricht

so scharf allen cytologischen Erfahrungen, nach denen die Tetracytie außerordentlich gleichförmig verläuft, daß sie als überholt angesehen werden darf. Ihr Platz ist jetzt eingenommen von der Theorie des Austausches von Chromomeren zwischen den Partnern allelomorpher Chromosomenpaare. Im einzelnen mögen dabei noch verschiedene Möglichkeiten in Betracht kommen. Cytologisch wurde der Weg gewiesen durch Janssens, welcher das Zerschneiden und Wiederverkleben von Chromosomen während der späteren Phasen der synaptischen Phänomene mikroskopisch nachgewiesen zu haben glaubte (Theorie der Chiasmotypie). Wesentlich früher in der Periode der synaptischen Phänomene muß nach den Studien der Morgan'schen Schule der Austausch stattfinden. Der Zustand des Strepsinema gestattet dabei wohl eine Vorstellung von einem Auswechseln von Teilen der Chromosomen, aber ein cytologischer Beleg dafür fehlt noch. Noch früher kann schließlich, cytologisch betrachtet, ein Austausch stattfinden, wenn die Körperzellen eines Organismus durch Fragmentation der Chromosomen in Teilchromosomen ausgezeichnet sind und vor der Tetracytie eine erneute Bildung von Vollchromosomen erfolgt, bei welcher sich eine Syzygie zwischen Teilstücken verschiedener Herkunft einschleichen kann (Theorie der Rhegmatypie nach Prell).

Wenn nach dem Gesagten die morphologische Basis für die Gesetzmäßigkeit der Austauschregel auch noch nicht einwandfrei festgestellt ist, so ist ein Zweifel darüber, worin sie besteht, kaum mehr möglich. Die Austauschregel gilt also dann, wenn die in einem Erbgang verfolgten Anlagenpaare auf dem gleichen Chromosomenpaare gelegen sind, und wenn ein Chromomeren-austausch zwischen diesen Chromosomen stattfindet. Damit ergibt sich auch der Grenzfall der statistischen Scheidung von Trennung und Austausch: dann, wenn der Austausch in der Hälfte der Fälle stattfindet, wird sich statistisch dasselbe Bild zeigen, wie bei einer normalen Trennung.

Wie schon aus diesem Spezialfalle ersichtlich ist, stehen Trennungsregel und Austauschregel vom statistischen Standpunkte aus betrachtet, einander recht nahe. Daß die Trennungsregel nichts weiter als einen Spezialfall der Austauschregel darstellt, bedarf kaum mehr einer besonderen Betonung. Sie geht aus derselben hervor, wenn „die besonderen in jedem Einzelfalle feststehenden Beziehungen“ zwischen den verschiedenen Anlagenpaaren entweder in totaler Koppelung oder in völliger Unabhängigkeit bestehen.

## 6.

## Die Typen der idionomen Merkmalswiederkehr.

Die Tatsache, daß die statistischen Prinzipien der Zygonomie und der Seironomie jedes in zwei verschiedenen Regeln Ausdruck finden können, weist darauf hin, daß die idionome Merkmalswiederkehr in verschiedener Weise in Erscheinung treten kann. Durch Zusammenstellung der theoretisch möglichen Kombinationen der vier Regeln kommt man dabei auf vier verschiedene Typen der Vererbung im Rahmen des Mendelismus:

I. Durch Gültigkeit der Spaltungsregel und der Trennungsregel ist die eigentliche Mendel'sche Vererbung charakterisiert.

Allein dieser Vererbungstypus war Mendel bei seinen fundamentalen Versuchen begegnet. Es besteht daher die vollste Berechtigung, diesen Grundtypus der idionomen Vererbung auch nach ihm zu benennen — ganz abgesehen davon, daß dies in der Praxis ja auch längst Brauch ist.

Cytologisch ist die Mendel'sche Vererbung dann bedingt, wenn Erbgänge von diploiden Organismen auf das Verhalten solcher Eigenschaften analysiert werden, deren Anlagen auf verschiedenen Chromosomen lokalisiert sind.

II. Durch Gültigkeit der Spaltungsregel und Austauschregel ist die Krossvererbung charakterisiert.

Dieser Vererbungstyp war Mendel noch in keiner Weise bekannt. Es ist daher zweckmäßig, ihn scharf von der eigentlichen Mendel'schen Vererbung zu trennen. Seine Bezeichnung wurde nach dem Ausdruck cross-over für Austausch gewählt, welchen Morgan eingeführt hat.

In ihrer Erscheinungsweise kann die Krossvererbung recht mannigfaltig sein. Die charakteristische verschiedene Häufigkeit bestimmter Gametenpaare ist im allgemeinsten Falle bei beiden Geschlechtern ungleich. Dieses anfänglich kaum beachtete Verhalten wird in neuerer Zeit immer häufiger beobachtet. Von diesem Grundtypus der Krossvererbung sind dann einige Sonder-typen abgrenzbar. So kann man als Bateson'sche Vererbung den Spezialfall bezeichnen, bei welchem die relative Häufigkeit der verschiedenen Gametenpaare bei beiden Geschlechtern gleich ist (Lathyrus-Typus). Als Morgan'sche Vererbung darf weiter derjenige Grenzfall bezeichnet werden, bei welchem in

einem Geschlecht ein bestimmtes Zahlenverhältnis der Gametenpaare infolge von partieller Koppelung auftritt, in anderem dagegen totale Koppelung vorliegt (*Drosophila*-Typus mit totaler Koppelung beim ♂, *Serica*-Typus mit totaler Koppelung beim ♀.) Die Bateson'sche und die Morgan'sche Vererbung spielen eine große Rolle in der Vererbungslehre und dürfen daher gesondert hervorgehoben werden. Wenn es vielleicht auch möglich wäre, noch weitere Vererbungstypen als Sonderfälle aus dem Kreis der Krossvererbung herauszulösen, so soll das doch vorerst unterbleiben, da diesen das Spezialinteresse der beiden genannten Vererbungsformen zunächst wenigstens noch abgeht.

III. Durch Gültigkeit der Wechselspaltungsregel und der Trennungsregel wird die Wechselvererbung charakterisiert.

Die Wechselvererbung ist der Vererbungstypus, welcher bei pleoploiden Organismen in Erscheinung tritt. Dabei ist sie sowohl für die total pleoploiden Organismen (*Primula*) wie für partiell pleoploide Organismen (*Drosophila* mit accessorischen Chromosomen infolge von Spaltungsverzug) gültig. Auch für die Wechselvererbung kommt eine Spezialisierung in mancherlei Untertypen in Betracht. Am genauesten analysiert sind die Verhältnisse bei partieller Pleoploidie, insbesondere der Geschlechtschromosomen (Bridges'sche Vererbung). Wegen der noch verhältnismäßig spärlichen Unterlagen erübrigt es sich vielleicht, genauer auf die Gliederung der Wechselvererbung einzugehen. Es darf nur betont werden, daß sie jedenfalls als vollwertiger Vererbungstypus neben den anderen angesehen werden darf und daß es weder berechtigt noch zweckmäßig ist, sie, sofern sie sich auf partiell pleoploide Organismen bezieht, als „secondary non-disjunction“ abzutun. Spaltungsverzug oder primary non-disjunction ist eine in ihren Ursachen unbekannte Wandlungserscheinung vom Charakter der Aggregation, bei der eine Gesetzmäßigkeit nicht klar greifbar ist. Im Gegensatze dazu ist secondary non-disjunction eine zwar von dieser Basis ausgehende, aber dann doch eigenen klaren Gesetzen folgende Vererbungsweise, die als solche hervorgehoben werden muß.

IV. Durch Gültigkeit der Wechselspaltungsregel und der Austauschregel wird ein letzter Typus idionomer Merkmalswiederkehr umschrieben, der vielleicht als kombinierte Kross- und Wechselvererbung bezeichnet werden darf.

Das Auftreten von Austauscherscheinungen bei partiell pleoploiden Organismen ist bereits gelegentlich bekannt geworden (*Drosophila*). Die Resultate dabei haben theoretisch hervorhebungswürdige Besonderheiten kaum erbracht. Es genüge daher, die Tatsache der Existenz eines solchen kombinierten Erbgeschehens zu erwähnen, ohne daß es nötig erscheint, ihm hier genauer nachzugehen.

## 7.

### Das statistische Bild der idionomen Merkmalswiederkehr.

Im Anschluß an die Charakterisierung der vier Vererbungstypen, welche sich im Rahmen des Mendelismus oder der idionomen Merkmalswiederkehr unterscheiden lassen, ist es vielleicht zweckmäßig, noch einen Blick auf die Erscheinungsweise von Erbgängen zu werfen, welche diesen Vererbungstypen angehören.

Wenn das geschehen soll, ist es erforderlich, einige Voraussetzungen zu machen, da sonst der Ueberblick erschwert, die statistische Ableitung wohl auch ganz unmöglich gemacht wird. Die Voraussetzungen, mit denen des weiteren gerechnet werden möge, sind die folgenden: (1) Es werden nur zwei Anlagenpaare angenommen, (2) beide Anlagenpaare sind in ihrer Auswirkung völlig unabhängig von einander, sodaß keine Heterostasie störend eingreift; (3) beide Anlagenpaare sind diversivalent und zeigen in sich ein reines Dominanzverhältnis, sodaß bei den Heterozygoten mit dezidiertem Merkmalsbildung zu rechnen ist; (4) alle auftretenden Kombinationen entstehen ohne Eingreifen besonderer Störungen und sind lebensfähig; (5) das Ausgangsmaterial ist homozygotisch in Bezug auf die untersuchten Faktoren.

Unter uneingeschränkter Gültigkeit dieser Voraussetzungen sei im folgenden für die ersten drei Typen der idionomen Merkmalswiederkehr die Phänotypenbildung jeweils bei einfacher Fortzuchtung abgeleitet, oder mit anderen Worten dasjenige Bild des Gesamtphänotypus, welches eine zweite Bastardgeneration ( $F_2$ ) aufweist.

Für diese Ableitung mögen beide Wege eingeschlagen werden, welche ihr offen stehen, nämlich die Wiedergabe des faktoriellen und die Wiedergabe des chromosomalen Geschehens. Um einen Vergleich von statistischem und chromosomalem Geschehen zu erleichtern, sei für beide die Methode des Schachbrettschemas verwendet.

Bei der statistischen Ableitung sind die allelomorphen Faktorenpaare A und a, sowie B und b zu Grunde gelegt. Die diploiden Kombinationen sind nicht besonders hervorgehoben, die haploiden Kombinationen sind jeweils in Klammern gesetzt. Angewandt wurde die statistische Ableitung auch auf sämtliche besonders hervorhebenswerten Spezialfälle, um die Differenzen des phänotypischen Resultates zu betonen. Für die Zusammenfassung der entstehenden Phänotypen in Gruppen von gleichem Aussehen wurden die Merkmale (nach Haecker's Vorschlag) mit deutschen Lettern bezeichnet, wobei der deutsche Buchstabe für das Merkmal jeweils dem lateinischen Buchstaben für die Anlage entspricht, durch welches es bedingt wird.

Bei der chromosomalen Ableitung sind die Chromosomen und Chromosomenteile, deren Verteilung verfolgt werden soll, durch scharfe oder abgerundete Ecken, bezw. durch Punktfreiheit oder Punktierung charakterisiert. Dabei möge rund punktfrei = A, rund punktiert = a, eckig punktfrei = B, eckig punktiert = b bedeuten. Eine Berücksichtigung von mehr Chromosomen, als unbedingt erforderlich waren, hätte das Schema nur unübersichtlich gemacht\*). Da die Gesetzmäßigkeit des chromosomalen Geschehens bei der Darstellung sehr viel mehr Platz beansprucht, so muß es genügen, sie nur für den allgemeinen Fall der drei Vererbungstypen anzuwenden. Auch hierbei muß dann noch eine Vereinfachung stattfinden. Für die Chromosomenverteilung ist naturgemäß nicht nur die Kombination der elterlichen Gameten ( $\phi_1$ ) für die zweite Bastardgeneration ( $F_2$ ) von Interesse, sondern auch ihre Entstehung. Es würde aber unnötigen Raum erfordert haben, diese Gametenbildung für beide Geschlechter abzuleiten, zumal sie bei beiden vollkommen analog verläuft. Die Ableitung der Gametenbildung erfolgte also jeweils nur für ein Geschlecht. Ebenso wurde bei der Syndese überall davon Abstand genommen, besonders der unabhängigen Verteilung der Chromosomen Rechnung zu tragen. Nur diese gestattet es naturgemäß, wenigstens bei der als vorherrschend angenommenen Präreduktion, daß nach demselben Typus der Syndese zweier Chromosomenpaare nicht nur zwei, sondern vier Gametentypen entstehen. Sowohl bei der Mendel'schen, wie bei der Wechselvererbung

\*) Weiter gilt über die Wertigkeit der Zellen: Große Kreise bedeuten Zygonten, kleine Kreise bedeuten Azygonten (resp. Gameten).

Die Bezeichnungen der Generationen lauten: P = Parental-,  $\pi$  = Postparental-,  $F_1$  = erste Filial-,  $\phi_1$  = Postfilial-,  $F_2$  = zweite Filialgeneration.



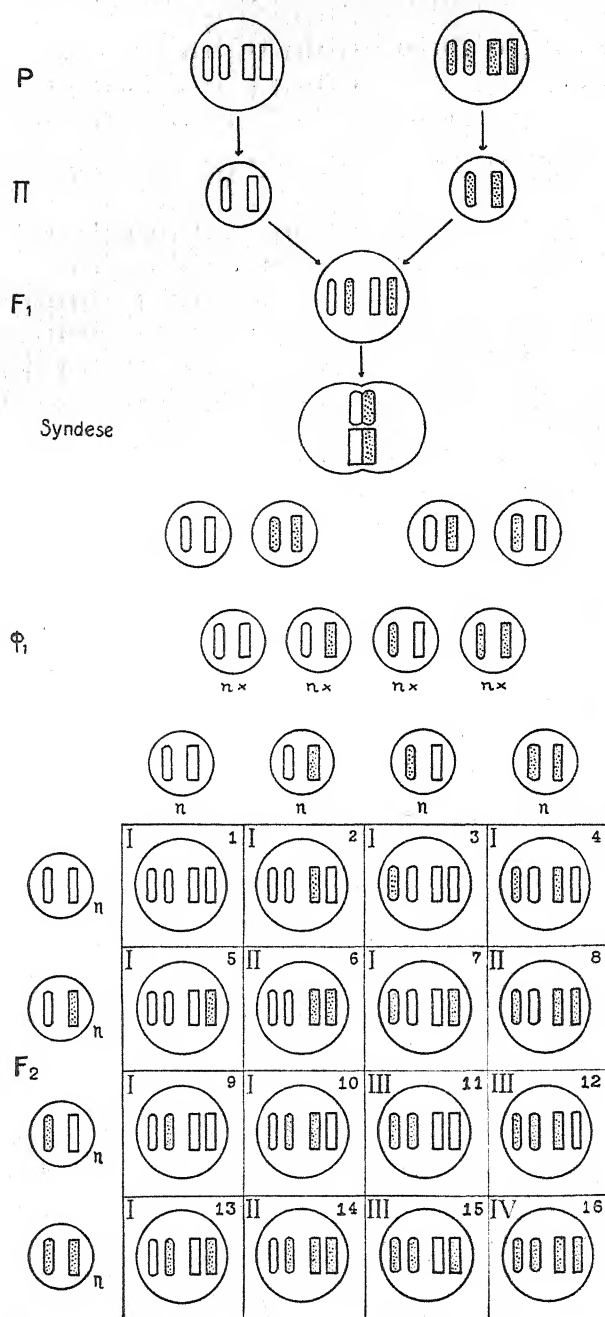


Abbildung 2.  
Schema der Chromosomenverteilung bei Mendel'scher Vererbung.  
(Erklärung im Text.)

setzt also die Entstehung von vier Gametentypen nach je einem Typus von Syndese voraus, daß sie paarweise durch verschiedene Verteilung der Paarlinge eines jeden Chromosomenpaares entstanden.

### Das Verhalten der Phänotypen bei Mendel'scher Vererbung.

Die Verhältnisse der Phänotypenbildung und der Kombinationsmöglichkeiten bei Mendel'scher Vererbung sind bereits so oft in verschiedenster Weise zur Darstellung gebracht worden, daß sich ein Vorausschicken besonderer Erläuterungen wohl erübrigt.

Betont sei, daß bei Mendel'scher Vererbung nur eine Form der Syndese vorkommt, und daß die Verschiedenheit der beiden Gametenpaare nur dadurch bestimmt wird, daß verschiedene Paarlinge der beteiligten Paare in die Haplonten gelangen.

Die chromosomalen Verhältnisse erklärt Abbildung 2.

Die Darstellung derselben Vorgänge auf faktorieller Basis würde zu dem folgenden Schema führen:

$$\begin{array}{ll}
 P: & A A B B \quad \times \quad a a b b \\
 II: & (AB) \quad (ab) \\
 F_1: & A a B b \quad A a B b \\
 \varphi_1: & (AB) + (Ab) + (aB) + (ab) \quad (AB) + (Ab) + (aB) + (ab) \\
 & n : n : n : n \quad n : n : n : n
 \end{array}$$

	$n \times (A B)$	$n \times (A b)$	$n \times (a B)$	$n \times (a b)$
$n \times (A B)$	<div style="border: 1px solid black; padding: 2px;"> <math>A B</math> <sup>1</sup>  <math>A B</math> </div>	<div style="border: 1px solid black; padding: 2px;"> <math>A b</math> <sup>2</sup>  <math>B B</math> </div>	<div style="border: 1px solid black; padding: 2px;"> <math>a B</math> <sup>3</sup>  <math>A B</math> </div>	<div style="border: 1px solid black; padding: 2px;"> <math>a b</math> <sup>4</sup>  <math>A B</math> </div>
$n \times (A b)$	<div style="border: 1px solid black; padding: 2px;"> <math>A B</math> <sup>5</sup>  <math>A b</math> </div>	<div style="border: 1px solid black; padding: 2px;"> <math>A b</math> <sup>6</sup>  <math>A b</math> </div>	<div style="border: 1px solid black; padding: 2px;"> <math>a B</math> <sup>7</sup>  <math>A b</math> </div>	<div style="border: 1px solid black; padding: 2px;"> <math>a b</math> <sup>8</sup>  <math>A b</math> </div>
$F_2: n \times (a B)$	<div style="border: 1px solid black; padding: 2px;"> <math>A B</math> <sup>9</sup>  <math>a B</math> </div>	<div style="border: 1px solid black; padding: 2px;"> <math>A b</math> <sup>10</sup>  <math>a B</math> </div>	<div style="border: 1px solid black; padding: 2px;"> <math>a B</math> <sup>11</sup>  <math>a B</math> </div>	<div style="border: 1px solid black; padding: 2px;"> <math>a b</math> <sup>12</sup>  <math>a B</math> </div>
$n \times (a b)$	<div style="border: 1px solid black; padding: 2px;"> <math>A B</math> <sup>13</sup>  <math>a b</math> </div>	<div style="border: 1px solid black; padding: 2px;"> <math>A b</math> <sup>14</sup>  <math>a b</math> </div>	<div style="border: 1px solid black; padding: 2px;"> <math>a B</math> <sup>15</sup>  <math>a b</math> </div>	<div style="border: 1px solid black; padding: 2px;"> <math>a b</math> <sup>16</sup>  <math>a b</math> </div>

Daraus läßt sich unter Berücksichtigung der eingangs betonten Voraussetzungen für die Enkelgeneration das Phänotypenverhältnis berechnen:

$$\begin{aligned}
 \text{I. Phänotypen mit beiden Dominanten} &= \mathfrak{A} \mathfrak{B} = \\
 &= (\text{Kombinations-Nummern}) 1 + 2 + 3 + 4 + 5 + 7 \\
 &+ 9 + 10 + 13 = (\text{Summe}) 9 n^2.
 \end{aligned}$$



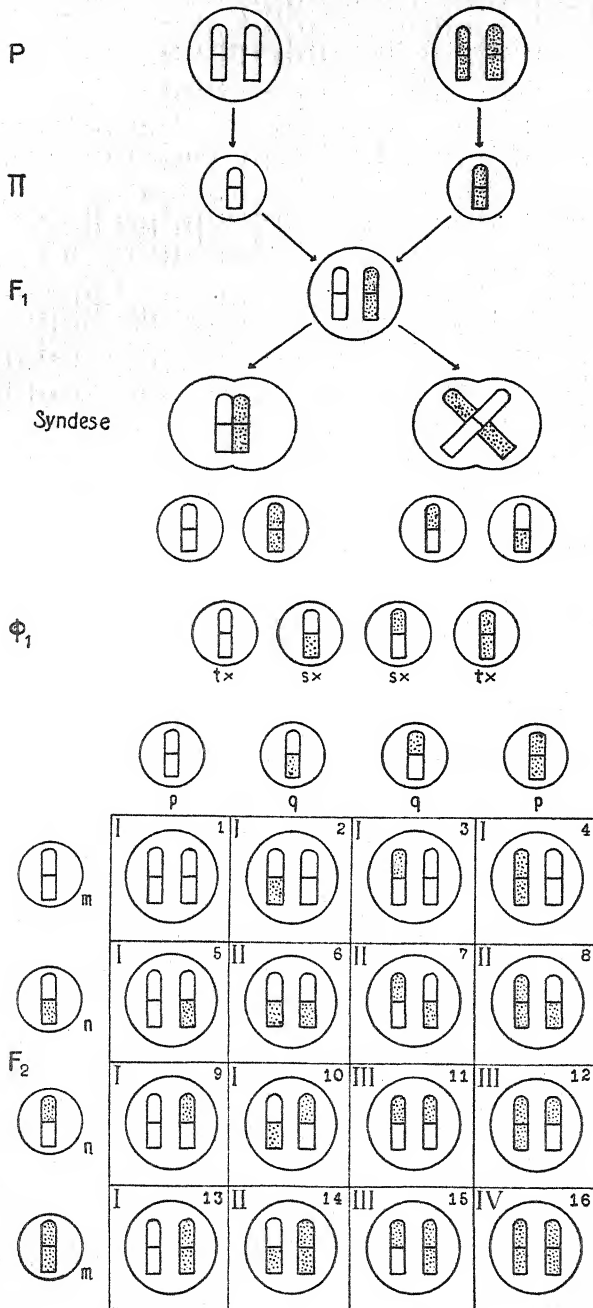


Abbildung 3.  
Schema der Chromosomenverteilung bei Krossvererbung.

II. Phänotypen mit der einen Dominanten =  $\mathcal{A} b =$   
 $= 6 + 8 + 14$   
 $= 3 n^2.$

III. Phänotypen mit der anderen Dominanten =  $a B =$   
 $= 11 + 12 + 15 = 3 n^2.$

IV. Phänotypen mit keiner Dominanten =  $a b = 16 = n^2.$

Das Phänotypenverhältnis in der Enkelgeneration ist also bei Mendel'scher Vererbung:

$$\mathcal{A} B : \mathcal{A} b : a B : a b = 9 : 3 : 3 : 1.$$

Das Verhalten der Phänotypen bei Krossvererbung.

Die Phänotypenbildung bei der Krossvererbung erfolgt sehr ähnlich derjenigen bei der Mendel'schen Vererbung. Die Krossvererbung ist dadurch ausgezeichnet, daß zwei Formen der Syndese in Betracht kommen. In jedem Geschlecht für sich treten die beiden möglichen Arten der Syndese, einfache Syndese und Überkreuzungssyndese bei vorläufiger Zugrundelegung der Janssen'schen Vorstellungen, verschieden häufig auf. Die beiden Paare der entstehenden Gameten entsprechen in ihrem Häufigkeitsverhältnis dem allgemeinen Häufigkeitsverhältnis  $s:t$  der beiden Arten von Syndesen, das in einem Geschlechte mit  $m:n$ , im anderen Geschlechte mit  $p:q$  gegeben sei.

Das Verhalten der Chromosomen erläutert Abbildung 3.

Die faktorielle Darstellung des gleichen Geschehens würde lauten:

$$\begin{array}{llll} \text{P:} & A A B B & \times & a a b b \\ \text{II:} & (AB) & & (ab) \\ \text{F}_1: & A a B b & & A a B b \\ \varphi_1: & (AB) + (Ab) + (aB) + (ab) & & (AB) + (Ab) + (aB) + (ab) \\ & m : n : n : m & & p : q : q : p \\ & p \times (AB) & q \times (Ab) & p \times (aB) \quad p \times (ab) \end{array}$$

F <sub>2</sub> :	m × (A B)	A B <sup>1</sup> A B	A b <sup>2</sup> A B	a B <sup>3</sup> A B	a b <sup>4</sup> A B
	n × (A b)	A B <sup>5</sup> A b	A b <sup>6</sup> A b	a B <sup>7</sup> A b	a b <sup>8</sup> A b
	n × (a B)	A B <sup>9</sup> a B	A b <sup>10</sup> a B	a B <sup>11</sup> a B	a b <sup>12</sup> a B
	m × (a b)	A B <sup>13</sup> a b	A b <sup>14</sup> a b	a B <sup>15</sup> a b	a b <sup>16</sup> a b

Daraus läßt sich in entsprechender Weise, wie bei der Mendel'schen Vererbung das Phänotypenverhältnis berechnen:

I. Phänotypen mit beiden Dominanten =  $\mathcal{A} \mathcal{B}$  = Kombinations-Nummern)  $1 + 2 + 3 + 4 + 5 + 7 + 9 + 10 + 13$   
 = (Summe)  $3 \text{ mp} + 2 \text{ mq} + 2 \text{ np} + 2 \text{ nq}$ .

II. Phänotypen mit der einen Dominanten =  $\mathcal{A} \mathcal{b}$  =  
 =  $6 + 8 + 14$   
 =  $\text{nq} + \text{np} + \text{mq}$ .

III. Phänotypen mit der anderen Dominanten =  $\mathcal{a} \mathcal{B}$  =  
 =  $11 + 12 + 15$ .  
 =  $\text{nq} + \text{np} + \text{mq}$ .

IV. Phänotypen mit keiner Dominanten =  $\mathcal{a} \mathcal{b}$  =  $16 = \text{mp}$ .

Das Zahlenverhältnis der Phänotypen bei der allgemeinen Form der Krossvererbung lautet also:

$\mathcal{A} \mathcal{B} : \mathcal{A} \mathcal{b} : \mathcal{a} \mathcal{B} : \mathcal{a} \mathcal{b} = (3 \text{ mp} + 2 (\text{mq} + \text{np} + \text{nq})) : (\text{nq} + \text{np} + \text{mq}) : (\text{nq} + \text{np} + \text{mq}) : \text{mp}$ .

Dieses Zahlenverhältnis ist so wenig übersichtlich, daß man praktisch kaum darauf zurückgreifen kann.

Eine erhebliche Vereinfachung erfährt die Übersichtlichkeit des Phänotypenverhältnisses, wenn in beiden Geschlechtern die Syndesen analog verlaufen. In diesem Falle, also wenn der Typus der Bateson'schen Vererbung vorliegt, kann der Wert für das Verhältnis der Gametenpaare in beiden Geschlechtern mit  $m : n$  eingesetzt werden.

P:  $\mathcal{A} \mathcal{A} \mathcal{B} \mathcal{B}$   $\times$   $\mathcal{a} \mathcal{a} \mathcal{b} \mathcal{b}$   
 II:  $(\mathcal{A} \mathcal{B})$   $(\mathcal{a} \mathcal{b})$   
 F<sub>1</sub>:  $\mathcal{A} \mathcal{a} \quad \mathcal{B} \mathcal{b}$   $\mathcal{A} \mathcal{a} \quad \mathcal{B} \mathcal{b}$   
 G<sub>1</sub>:  $(\mathcal{A} \mathcal{B}) + (\mathcal{A} \mathcal{b}) + (\mathcal{a} \mathcal{B}) + (\mathcal{a} \mathcal{b})$   $(\mathcal{A} \mathcal{B}) + (\mathcal{A} \mathcal{b}) + (\mathcal{a} \mathcal{B}) + (\mathcal{a} \mathcal{b})$   
 $m : n : n : m$   $m : n : n : m$   
 $m \times (\mathcal{A} \mathcal{B})$   $n \times (\mathcal{A} \mathcal{b})$   $n \times (\mathcal{a} \mathcal{B})$   $m \times (\mathcal{a} \mathcal{b})$

$m \times (A B)$	<table><tr><td><math>A B</math> <sup>1</sup></td><td><math>A b</math> <sup>2</sup></td><td><math>a B</math> <sup>3</sup></td><td><math>a b</math> <sup>4</sup></td></tr><tr><td><math>A B</math></td><td><math>A B</math></td><td><math>A B</math></td><td><math>A B</math></td></tr></table>	$A B$ <sup>1</sup>	$A b$ <sup>2</sup>	$a B$ <sup>3</sup>	$a b$ <sup>4</sup>	$A B$	$A B$	$A B$	$A B$
$A B$ <sup>1</sup>	$A b$ <sup>2</sup>	$a B$ <sup>3</sup>	$a b$ <sup>4</sup>						
$A B$	$A B$	$A B$	$A B$						
$n \times (A b)$	<table><tr><td><math>A B</math> <sup>5</sup></td><td><math>A b</math> <sup>6</sup></td><td><math>a B</math> <sup>7</sup></td><td><math>a b</math> <sup>8</sup></td></tr><tr><td><math>A b</math></td><td><math>A b</math></td><td><math>A b</math></td><td><math>A b</math></td></tr></table>	$A B$ <sup>5</sup>	$A b$ <sup>6</sup>	$a B$ <sup>7</sup>	$a b$ <sup>8</sup>	$A b$	$A b$	$A b$	$A b$
$A B$ <sup>5</sup>	$A b$ <sup>6</sup>	$a B$ <sup>7</sup>	$a b$ <sup>8</sup>						
$A b$	$A b$	$A b$	$A b$						
$n \times (a B)$	<table><tr><td><math>A B</math> <sup>9</sup></td><td><math>A b</math> <sup>10</sup></td><td><math>a B</math> <sup>11</sup></td><td><math>a b</math> <sup>12</sup></td></tr><tr><td><math>a B</math></td><td><math>a B</math></td><td><math>a B</math></td><td><math>a B</math></td></tr></table>	$A B$ <sup>9</sup>	$A b$ <sup>10</sup>	$a B$ <sup>11</sup>	$a b$ <sup>12</sup>	$a B$	$a B$	$a B$	$a B$
$A B$ <sup>9</sup>	$A b$ <sup>10</sup>	$a B$ <sup>11</sup>	$a b$ <sup>12</sup>						
$a B$	$a B$	$a B$	$a B$						
$m \times (a b)$	<table><tr><td><math>A B</math> <sup>13</sup></td><td><math>A b</math> <sup>14</sup></td><td><math>a B</math> <sup>15</sup></td><td><math>a b</math> <sup>16</sup></td></tr><tr><td><math>a b</math></td><td><math>a b</math></td><td><math>a b</math></td><td><math>a b</math></td></tr></table>	$A B$ <sup>13</sup>	$A b$ <sup>14</sup>	$a B$ <sup>15</sup>	$a b$ <sup>16</sup>	$a b$	$a b$	$a b$	$a b$
$A B$ <sup>13</sup>	$A b$ <sup>14</sup>	$a B$ <sup>15</sup>	$a b$ <sup>16</sup>						
$a b$	$a b$	$a b$	$a b$						

Die Berechnung des Phänotypenverhältnisses schließt sich wiederum ganz den vorhergegangenen an:

$$\begin{aligned} \text{I. Phänotypen mit beiden Dominanten} &= \mathcal{A} \mathcal{B} = \\ &= 1 + 2 + 3 + 4 + 5 + 7 + 9 + 10 + 13 = \\ &= 3 m^2 + 4 mn + 2 n^2. \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{II. Phänotypen mit der einen Dominanten} &= \mathcal{A} b = \\ &= 6 + 8 + 14 \\ &= 2mn + n^2. \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{III. Phänotypen mit der anderen Dominanten} &= a \mathcal{B} = \\ &= 11 + 12 + 15 \\ &= 2mn + n^2. \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{IV. Phänotypen mit keiner Dominanten} &= a b = \\ &= 16 = m^2. \end{aligned}$$

Das Zahlenverhältnis der Phänotypen bei Bateson'scher Vererbung lautet also:

$$\mathcal{A} \mathcal{B} : \mathcal{A} b : a \mathcal{B} : a b = (3 m^2 + 4 mn + 2 n^2) : (2mn + n^2) : (2mn + n^2) : m^2.$$

Eine weitere Vereinfachung erfährt das Phänotypenverhältnis nach Krossvererbung dann, wenn beide möglichen Arten der Syndese gleich häufig stattfinden, wenn also  $m = n$  wird. In diesem Falle ist die Merkmalswiederkehr auf das Phänotypenverhältnis der einfachen Mendel'schen Vererbung zurückgeführt.

In anderer Richtung bewegt sich die Vereinfachung dann, wenn in einem Geschlechte zwei Arten von Syndese möglich sind, während im anderen nur eine vorkommt. In diesem Falle kommt dem einen Geschlechte wohl Tetratype der Gameten in dem genannten Verhältnis zu, dem anderen Geschlechte aber nur Ditypie. Diese Möglichkeit ist realisiert, wenn es sich um Morgan'sche Vererbung handelt.

$$\begin{array}{llll} \text{P:} & A A B B & \times & a a b b \\ \text{II:} & (AB) & & (ab) \\ \text{F}_1: & Aa & Bb & Aa Bb \\ \psi_1: & (AB) + (Ab) + (aB) + (ab) & & (AB) + (ab) \\ & m : n : n : m & & p : q \\ & m \times (AB) & n \times (Ab) & n \times (aB) \quad m \times (ab) \end{array}$$

$$\begin{array}{l} \text{F}_2 \\ p \times A B \\ q \times a b \end{array}$$

A B <sup>1</sup>	A b <sup>2</sup>	a B <sup>3</sup>	a b <sup>4</sup>
A B	A B	A B	A B
A B <sup>5</sup>	A b <sup>6</sup>	a B <sup>7</sup>	a b <sup>8</sup>
a b	a b	a b	a b

Das Phänotypenverhältnis berechnet sich jetzt folgendermaßen:

I. Phänotypen mit beiden Dominanten =  $\mathcal{A} \mathcal{B} =$

$$= 1 + 2 + 3 + 4 + 5$$

$$= 3 \text{ mp} + 2 \text{ np.}$$

II. Phänotypen mit der einen Dominanten =  $\mathcal{A} b =$

$$= 6 = \text{np.}$$

III. Phänotypen mit der anderen Dominanten =  $a \mathcal{B} =$

$$= 7 = \text{np.}$$

IV. Phänotypen mit keiner Dominanten =  $a b = 8 = m \text{ p.}$

Das Phänotypenverhältnis bei Morgan'scher Vererbung ist also:

$$\mathcal{A} \mathcal{B} : \mathcal{A} b : a \mathcal{B} : a b = (3m + 2n) : n : n : m.$$

#### Das Verhalten der Phänotypen bei Wechselvererbung.

Eine ganz enorme Komplikation erfährt das statistische Geschehen beim Vorliegen von Wechselvererbung. Daß etwas Derartiges geschehen muß, liegt ohne Weiteres auf der Hand, wenn man das Schema überblickt, das sich bei der Statistik über die allgemeinste Form der Wechselvererbung ergibt. Die Wechselvererbung ist dadurch charakterisiert, daß hier drei Formen der Syndese möglich sind.

Entsprechend dem Schema für die Mendel'sche Vererbung hat das Schema für die Wechselvererbung insofern noch eine Vereinfachung erfahren als bei ihm nicht ausdrücklich der unabhängigen Verteilung der Chromosomen Rechnung getragen wurde. Es würden also für jede Wiedergabe einer Syndese zwei Schemata einzutreten haben, um tatsächlich die Bildung von je vier Gametentypen abzuleiten.

Bei der Darstellung der Gametenbildung ist die Gametenhäufigkeit auf die Häufigkeit der drei möglichen Syndesen, die im Verhältnis  $s : t : u$  auftreten, zurückgeführt worden. Bei dem Kombinationsschema für  $F_2$  ist dann die Gametenhäufigkeit direkt in ihrem relativen Werte, ohne Zurückführung auf die syndetischen Verhältnisse, eingesetzt worden. In einem Geschlechte traten also an die Stelle der allgemeinen Werte  $(t + u) : (s + t) : (s + u)$  die speziellen Werte  $o : m : n$ , im anderen Geschlechte die speziellen Werte  $r : p : q$ .

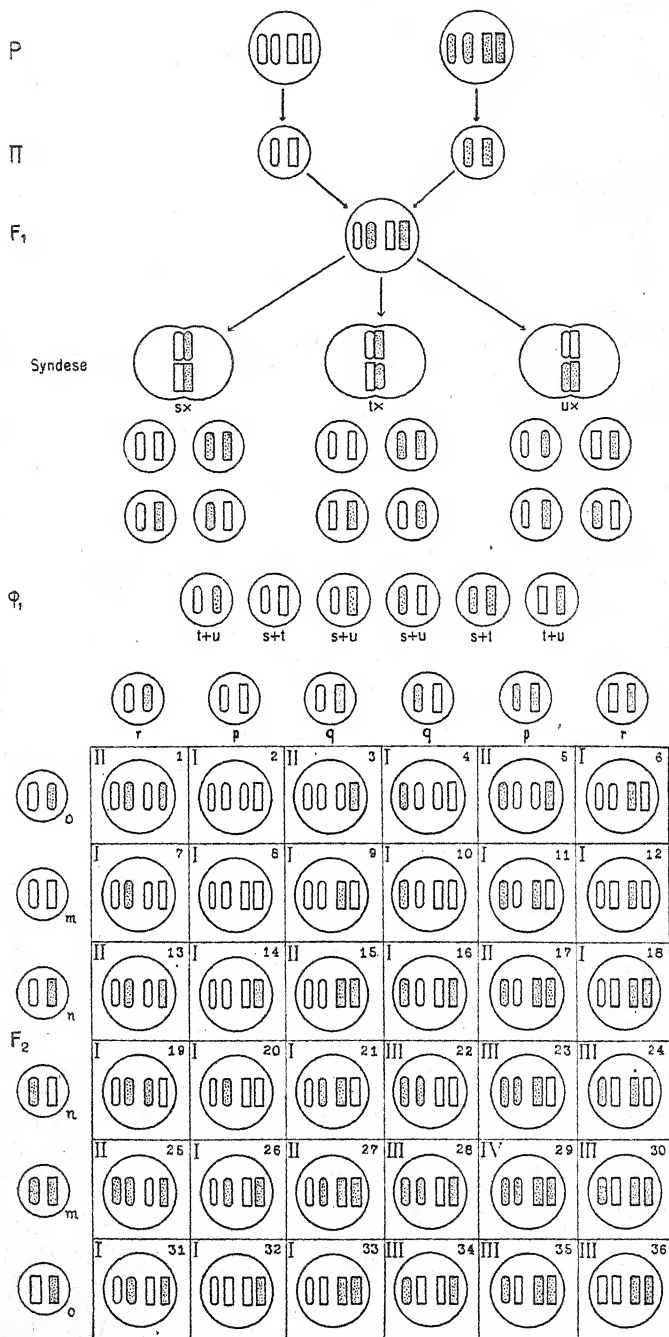


Abbildung 4.  
Schema der Chromosomenverteilung bei Wechselvererbung.

Die chromosomalen Verhältnisse stellt Abbildung 4 dar.

Während das chromosomale Geschehen einen gewissen Überblick über die Verhältnisse zu haben vermag, liegen bei der faktoriellen Analyse die Dinge viel ungünstiger; das Schema und seine Auswertung lassen das leicht erkennen.

$$\begin{array}{ll}
 P: & A A B B \quad \times \quad a a b b \\
 II: & (AB) \quad (ab) \\
 F_1: & A a B b \quad A a B b \\
 (Aa) + (AB) + (Ab) + (aB) + (ab) + (Bb) & (Aa) + (AB) + (Ab) + (aB) + (ab) + (Bb) \\
 o : m : n : n : m : o & r : p : q : q : p : r
 \end{array}$$

$$r \times (Aa) \quad p \times (AB) \quad q \times (Ab) \quad q \times (aB) \quad p \times (ab) \quad r \times (Bb)$$

F <sub>2</sub> :	$o \times (Aa)$	Aa <sup>1</sup> Aa	AB <sup>2</sup> Aa	Ab <sup>3</sup> Aa	aB <sup>4</sup> Aa	ab <sup>5</sup> Aa	Bb <sup>6</sup> Aa
	$m \times (AB)$	Aa <sup>7</sup> AB	AB <sup>8</sup> AB	Ab <sup>9</sup> AB	aB <sup>10</sup> AB	ab <sup>11</sup> AB	Bb <sup>12</sup> AB
	$n \times (Ab)$	Aa <sup>13</sup> Ab	AB <sup>14</sup> Ab	Ab <sup>15</sup> Ab	aB <sup>16</sup> Ab	ab <sup>17</sup> Ab	Bb <sup>18</sup> Ab
	$n \times (aB)$	Aa <sup>19</sup> aB	AB <sup>20</sup> aB	Ab <sup>21</sup> aB	aB <sup>22</sup> aB	ab <sup>23</sup> aB	Bb <sup>24</sup> aB
	$m \times (ab)$	Aa <sup>25</sup> ab	AB <sup>26</sup> ab	Ab <sup>27</sup> ab	aB <sup>28</sup> ab	ab <sup>29</sup> ab	Bb <sup>30</sup> ab
	$o \times (Bb)$	Aa <sup>31</sup> Bb	AB <sup>32</sup> Bb	Ab <sup>33</sup> Bb	aB <sup>34</sup> Bb	ab <sup>35</sup> Bb	Bb <sup>36</sup> Bb

Aus dieser Statistik läßt sich das Phänotypenverhältnis nach denselben Gesichtspunkten berechnen, wie bei den anderen Vererbungstypen.

I. Phänotypen mit beiden Dominanten =  $\mathcal{A} \mathcal{B}$  =

$$\begin{aligned}
 &= 2 + 4 + 6 + 7 + 8 + 9 + 10 + 11 + 12 + 14 + 16 \\
 &\quad + 18 + 19 + 20 + 21 + 26 + 31 + 32 + 33 \\
 &= 2(o + n)(p + q + r) + 2mq + 2mr + 3mp.
 \end{aligned}$$

II. Phänotypen mit der einen Dominanten =  $\mathcal{A} b$  =

$$\begin{aligned}
 &= 1 + 3 + 5 + 13 + 15 + 17 + 25 + 27 \\
 &= (o + n)(p + q + r) + mq + mr.
 \end{aligned}$$

III. Phänotypen mit der anderen Dominanten =  $a \mathcal{B}$  =

$$\begin{aligned}
 &= 22 + 23 + 24 + 28 + 30 + 34 + 35 + 36 \\
 &= (o + n)(p + q + r) + mq + mr.
 \end{aligned}$$



#### IV. Phänotypen mit keiner Dominanten = $a b = 29 = mp$ .

Dies Verhältnis der Phänotypen ist so verwickelt, daß es praktisch außer Berücksichtigung bleiben darf.

Es liegt auf der Hand, daß eine Kombination der an sich schon verwickelten Krossvererbung mit der besonders unübersichtlichen Wechselvererbung zu Phänotypenverhältnissen führt, deren statistische Erfassung für die Praxis bedeutungslos wird. So ergibt sich aus dem Gange der Erörterung nachträglich die Begründung dafür, daß nur die ersten drei Typen der idionomen Merkmalswiederkehr einer faktoriellen und chromosomalen Analyse unterzogen werden sollten.

#### Schluß.

#### Mendelismus und Phänogenetik.

Die Gesetzmäßigkeiten, nach welchen eine Merkmalswiederkehr auf idionomer Grundlage zu erwarten ist, sind im Grunde genommen sehr klar. Man könnte daher leicht zu der Annahme verleitet werden, daß es bei jedem Erb gange auch sehr einfach sein müsse, ohne weiteres den Gang dieser Gesetzmäßigkeiten zu erkennen und ihren Charakter abzuleiten. Daß dem nicht so ist, bedarf vielleicht einer kurzen Begründung.

Für die statistische Ableitung des Phänotypenverhältnisses bei den typischen Erb gängen war es möglich, auf Grund experimenteller Erfahrungen deduktiv vorzugehen. Eine solche deduktive Ableitung ist aber stets in der Lage, auf mancherlei Störungen im voraus Rücksicht zu nehmen, um die Klarheit der Argumentation zu wahren. In diesem Sinne waren auch eine ganze Reihe von Voraussetzungen zu machen gewesen, deren Gültigkeit dann das einfache statistische Resultat ermöglichte.

Um aber erst einmal die Gesetzmäßigkeiten der Merkmalswiederkehr zu ermitteln, ist es nötig, induktiv vorzugehen. In Wirklichkeit sind es ja die Phänotypenverhältnisse, welche vom Experimente gegeben sind, und die Aufgabe der Analyse besteht darin, daß sie feststellt, warum gerade dieses und kein anderes Resultat auftrat.

Der induktiven Analyse eines Erb ganges stellen sich Schwierigkeiten von sehr verschiedener Natur entgegen, welche gemeinschaftlich oder auch schon einzeln es unter Umständen nahezu unmöglich machen, die gesetzmäßigen Zusammenhänge zu überblicken. Erst längere oder kürzere Reihen von Ergänzungs-



versuchen geben dann eine Möglichkeit, in die Verknüpfung der Verhältnisse einzudringen und die Bedingtheit des Resultates abzuleiten.

Die Erschwerungen, welche die induktive Analyse erleiden kann, sind in doppelter Richtung zu suchen. Es handelt sich dabei einerseits um Komplikationen auf statistischer Basis und anderseits um Komplikationen auf phäno-genetischer Basis.

Eine der zu berücksichtigenden Schwierigkeiten besteht darin, daß das gleiche Verhalten der Phänotypen auf verschiedenem Wege zu Stande kommen kann. Da es sich hierbei um Besonderheiten handelt, welche ganz im Rahmen der statistischen Probleme liegen, bedarf es wohl keines genaueren Eingehens darauf. Erwähnt wurde ja schon, daß die Mendel'schen Zahlenverhältnisse auch bei Austausch entstehen können, und analoger Beispiele gibt es eine ganze Reihe.

Eine weitere Komplikation besteht darin, daß es nicht selten, wie etwa schon bei partieller Koppelung zwischen mehr als zwei Faktoren, fast unmöglich wird, statistisch den Gesetzmäßigkeiten in der Form nachzugehen, wie es die angewandten Beispiele zeigen. Nur eine ganz andere Richtung der Fragestellung vermag unter Umständen, wie gerade bei komplizierteren Fällen der Krokvererbung, noch ein klares Resultat zu erbringen. Nicht die Fortzüchtung der ersten Bastardgeneration, sondern die Rückkreuzung der Bastarde mit dem rezessiven Elter oder einer anderweit vorhandenen rezessiven Form führte zu den Feststellungen, auf welchen Morgan seine Chromosomentopographie aufbaute. Und noch weiter erstrecken sich naturgemäß die Verwickelungen, wenn noch wechselnde Syndese hinzutritt.

So ist es verständlich, daß die Analyse von Erbgängen vielfach schon ohne weiteres an den Schwierigkeiten der statistischen Fragen scheitert. Dabei darf man aber nicht außer Acht lassen, daß unter solchen Umständen die Unmöglichkeit einer induktiven Analyse nur die Kompliziertheit des Falles, nicht aber die Unzulänglichkeit der anderwärts ermittelten statistischen Prinzipien und Regeln darlegt.

Die übrigen Komplikationen beruhen darauf, daß Besonderheiten in der Phänogenese mitspielen. Diese Möglichkeit war es vor allem, welche ein ausführlicheres Eingehen auf die Bedingtheit der Phänogenese verlangte. Manche dieser Erschwerungen der

Analyse von Erbgängen können rein idiotypisch bedingt sein, andere dagegen, und diese bieten die größten Schwierigkeiten, sind plastotypisch bedingt.

Ein Erbgang verliert einen guten Teil seiner Übersichtlichkeit, wenn keine ausgeprägte Diversivalenz innerhalb der einzelnen Anlagenpaare besteht, und somit kein dezidiertes Aussehen der Heterozygoten zu Stande kommt; denn wenn Äquivalenz der Anlagen und damit intermediäres Aussehen der Heterozygoten vorliegt, so wird der Formenreichtum einer Bastardgeneration nicht unerheblich vermehrt.

Weiter verringert sich die Übersichtlichkeit sehr, wenn die untersuchten Anlagen sich nicht unabhängig von einander auswirken, sondern sich gegenseitig beeinflussen. Die Erscheinungen der Polymerie in ihren überaus mannigfachen Formen, um welche es sich hierbei handelt, können im Rahmen einer kurzen Erörterung naturgemäß nur genannt, nicht aber einzeln behandelt werden.

Das Entscheidende für die Unübersichtlichkeit vieler Erbgänge aber ist es schließlich, daß die beteiligten Faktoren sich bei den einzelnen Individuen nicht gleichartig auswirken. Unter dem Namen der „unvollständigen Dominanz“ und der „wechselnden Dominanz“ verbirgt sich eine Fülle von Möglichkeiten, bei welchen weder klare dezidierte, noch klare intermediäre Merkmale bei den Heterozygoten in Erscheinung treten, sondern Reihen von Heterozygoten entstehen, welche transgredierend vom intermediären Typus zu dem einen oder beiden Typen der Homozygoten vermitteln. Diese Reihenbildung aber kommt dadurch zu Stande, daß äußere Faktoren, sei es peritypischer, sei es paratypischer Natur, die Merkmalsentfaltung beeinflussen.

Was hier für die Heterodynamie innerhalb einzelner Faktorenpaare gesagt wurde, gilt naturgemäß auch für die Heterostasie zwischen verschiedenen Faktorenpaaren. Auch sie kann unter dem Einflusse des Plastotypus wechseln oder schwanken, und daß in solchen Fällen es unmöglich wird, einen Erbgang zu überblicken, liegt auf der Hand.

Diesen letztgenannten Erscheinungen kann man dadurch Rechnung tragen, daß man sie als Einschränkungen in die Vererbungsregeln aufnimmt, wie das von Haecker getan wurde. Ob das für den praktischen Gebrauch von Wert ist, läßt sich nicht ohne weiteres entscheiden. Jedenfalls kann durch die Auf-

nahme zahlreicher Voraussetzungen in die Formulierung deren Umfang sehr vergrößert werden.

Für das theoretische Eindringen in das Wesen der Merkmalswiederkehr und für den logischen Ausbau unserer Vorstellungen darüber ist es aber unerläßlich, hier mit aller Schärfe eine Grenze zu ziehen.

Die Lehre von der Merkmalswiederkehr oder allgemeiner die Erblchkeitslehre als Lehre von den Beziehungen zwischen den Merkmalen bei Vorfahren und Nachkommen — und damit kehren wir zu Ueberlegungen zurück, welche sich schon früher in der Erörterung aufdrängten — muß gleichzeitig mit zweierlei Vorgängen arbeiten, nämlich mit der Weitergabe von Erbanlagen und mit der Entfaltung von Merkmalen auf Grund der vorhandenen Erbanlagen. Beide Vorgänge sind stets eng mit einander verknüpft, aber das darf über ihre verschiedene Natur nicht hinwegtäuschen.

Vererbung und Phänogenese sind grundverschiedene Vorgänge. Mendelismus und Phänogenetik sind völlig unabhängige Forschungsgebiete.

Nur durch sorgfältige Sonderung beider Gebiete und durch eine getrennte Bearbeitung ihrer Probleme kann es gelingen, ihre Gesetzmäßigkeiten aufzuklären. Nur dann wird es möglich sein, volle Klarheit über die Vorgänge zu gewinnen, bei welchen sie eng miteinander verbunden in Erscheinung treten. Die bewußte Scheidung von Anlage und Merkmal war es, welche Mendel zu seinen Entdeckungen führte und welche den gewaltigen Bau des Mendelismus erstehen ließ. Sie muß auch künftig die Grundlage systematischer Erblchkeitsforschung bleiben.

## Omo- e antitropia nella formazione di radici laterali.

**Lo Priore**, Direttore della Stazione Sper. Agraria di Modena, Italia.

I termini di *omo-* e *antitropia* furono da me proposti, nel 1908, per designare la tendenza normale e l'altra antitetica nella formazione delle radici laterali-formazione che, ben diversa nelle Mono- e Dicotili, devia dalle norme comuni nelle schizorrizze, nelle fasciate nastroformi e nelle genicolate.

Nelle radici normali la forma è cilindrica, cilindrica è pure la stela (anima centrale), epperò le radicle laterali si formano secondo raggi. Ma dove la stela si scinde in due o più schizosteles, fornite di due o più placche xilemiche (di- o poliarche), i rapporti si complicano epperò meritano particolare esame.

La struttura radiale consueta può venir modificata, in quanto la radice, tendendo a fasciarsi o ad incurvarsi, limita la formazione delle sue radicle agli orli od alle curve culminanti. Nel primo caso la disposizione è bilaterale o quasi. Nel secondo caso risponde alla cosiddetta Morfoestesia del NOLL — le radicle si limitano alle sole zone genicolate.

Omotropia. — Tanto nella disposizione raggiata che in quella bilaterale, le radici laterali sono omotropiche in senso longitudinale, in relazione allo stesso accrescimento in lunghezza della radice.

In senso trasversale invece sono omotropiche nel caso raro che esse escano nello stesso senso ed allo stesso livello. Le cosiddette *radici gemelle* rappresentano un caso di omotropia trasversale, che si verifica sol quando determinate condizioni anatomiche si abbiano nella radice-madre.

Omotropia longitudinale e O. trasversale si complicano quando la struttura cilindrica della radice passa, per fasciazione, in quella bilaterale, poichè la struttura polistelica delle radici fasciate offre condizioni anatomiche ben diverse da quelle normali

monosteliche, appunto perchè la presenza di parecchie stele influisce sulla formazione e direzione delle rispettive radici laterali.

Il comportamento diverso degli orli e delle facce nelle radici a nastro, la tendenza loro ad avvolgersi a spira od a torcersi complicano ancor più queste particolari condizioni, prima perchè gli orli vengono preferiti rispetto alle facce, poi perchè le radici laterali delle radici-madri, ripiegate ora verso i lati stretti ora verso i larghi, irrompono contemporaneamente da diverse stele.

Lo studio rizotassico riesce importante dopo l'importanza genetica assunta dalla fasciazione quale fenomeno ereditario.

Antitropia. — Le radici laterali antitropiche possono irrompere o dai poli interni o dai poli esterni: sono cioè o polari-interne o polari-esterne. Queste si sviluppano in senso diametralmente opposto; quelle tendono l'una verso l'altra e rappresentano casi di vera antitropia.

Le prime si formano da monostele, le seconde da distele. Quelle preferiscono il polo esterno, ben raramente l'esterno e l'interno ad un tempo, pur mostrando un maggiore sviluppo nella polare esterna che in quella interna (cfr. fig. 1 tav.).

Le polari-interne sono state da me osservate una volta sola in una radice distelica di Fava. Da ognuno dei due poli interni di questa partiva un cono che sviluppavasi in forma di arco e tendeva verso l'esterno in direzione quasi parallela all'altro.

L'uscita ad arco è non solo razionale, evitando l'incontro di due coni, ma è anche pratica, dal punto di vista ecologico, perchè permette una migliore esplorazione e utilizzazione del substrato ai due lati della radice (fig. 4).

Lo stesso vantaggio ecologico gode il polo esterno rispetto a quello interno nelle antitropiche polari esterne, per quanto nelle frequenti torsioni delle nastriformi, i due poli vengano spesso a cambiare posizione l'uno rispetto all'altro. Il maggiore sviluppo dell'orlo esterno sarebbe, in ogni caso, una conseguenza della posizione privilegiata di questo rispetto a quello interno. Se le radicle laterali delle nastriformi mono- o polisteliche potessero formarsi con uguale regolarità (e non preferire soltanto i poli) esse si dirigerebbero in senso diametralmente opposto l'uno all'altro, sarebbero antitropiche.

Tali radici si formano solo però ai poli — orientati non nello stesso senso, ma in senso contrario — quindi son capaci di tendere l'una verso l'altra, d'incontrarsi.

Queste due forme di antitropia si verificano ben raramente: Mentre però l'una si riscontra nelle radici monoteliche, che, cilindriche alla base, diventano poi nastriformi, l'altra si riscontra soltanto nelle nastriformi disteliche, che dai due poli interni mandano radici laterali allo stesso livello ed in senso contrario.

Dove la polistelia risulta di stele disseminate senz'ordine nel corpo della radice, questa non lascia riconoscere né un piano di simmetria, né una polarità evidente (cfr. fig. 2). Sol dove le stele si dispongono secondo un piano longitudinale e mediano, é possibile ritrovare una sorta di polarità, che in tal caso si rivela tanto nelle radici monoteliche quanto nelle polisteliche. Su essa basterà un breve cenno.

Polarità. — La tendenza ad emettere radici laterali dagli orli o poli delle stele sarà qui brevemente designata come polarità (senza con questo riferirmi al fenomeno designato con tal nome dal VÖCHTING). In conseguenza di tale particolarità si esplica nelle radici polisteliche non solo un'omotropia longitudinale ai poli delle nastriformi ed ai poli delle singole stele volti verso l'esterno, ma anche un'omotropia trasversale, quando le radici laterali escono dai poli di più stele nello stesso senso ed allo stesso livello. A differenza delle normali, le nastriformi danno radici laterali di 2° ordine in numero illimitato e della lunghezza di fino a 6 cm, mentre nelle radici normali di *Vicia Faba* ad es. si formano solo fino alla fioritura, sospendendo poi la formazione loro, per riprenderla ben di rado in misura più scarsa.

Ben diverso dal comportamento dei germogli laterali di fusti fasciati, i quali sogliono tendere a fasciarsi essi pure, le radiclelle laterali sono cilindriche, epperò non permettono di stabilire una certa analogia con la formazione di germogli laterali di fusti fasciati o di cladodi (per es. *Muelembeckia platyclada* Meisn.). Se anche lo sviluppo rimane allo stato meristemato, i punti vegetativi dei coni radicali si lasciano ben distinguere in materiale conservato in alcole, rivelandosi in forma di punti più oscuri agli orli del nastro trasparente delle radici fasciate. Parimenti in tagli microtomici colorati con violetto di genziana (sec. BIZZOZZERO).



Le condizioni speciali della omo- e antitropia sono diverse secondo che radicele sorgono da nastriformi mono- o polisteliche, secondo che le relative stele sono di- o poliarche.

Espongo qui brevemente queste condizioni e rilevo che il mio primo contributo sulla omo- e antitropia si riferiva alle Dicotili, alla *Vicia Faba*, coltivata in sostrato naturale, in segatura od in soluzioni nutrienti. Questo secondo contributo si riferisce alle Monocotili (Palma e Mais) cresciute in terreno naturale.

Ognuno dei due rivela particolari punti di vista. Per la Palma, anzi, i casi numerosi di omo- e antitropia, se importanti per la struttura, che denota un assetto desmico primitivo, non lo sono meno per rivelare qualche probabile funzione fisiologica, relativa ad es. all'aerazione dei tessuti profondi della radice-madre attraverso le dilacerazioni prodotte dall'uscita delle radicele.

Radici monosteliche. — Nelle radici monosteliche costituite da una sola placca xilemica tabulare, epperò da considerare come diarche, le radici laterali si formano ai poli, preferentemente a quello esterno. Le denomino brevemente polari. Ma come la placca xilemica si risolve in singole placche, le radici laterali possono anche trarre origine da queste, specialmente se la radice madre s'incurva da un lato. Le radici sorgenti dalle facce o, come in questo caso, dalle convessità, le designo brevemente come laterali. Nelle radici poliarchiche le radici laterali sono preferentemente polari, sol di rado sono laterali. Laterali son pure non di rado le radici secondarie, che si formano nella regione di scissione o di strozzamento d'una stela, in conseguenza forse dello stimolo traumatico ripercosso sulla stela o della tensione che si verifica nella zona di massima curvatura nelle radici ginocchiate.

La tendenza a prediligere le zone di massima curvatura della stela della radice-madre fa ritenere che nell'una, come nell'altra, intervengano momenti meccanici (tensione negativa) che regolano la formazione e l'uscita delle radici secondarie dalle primarie o di ordine superiore.

Radici polisteliche. — Nelle nastriformi disteliche le radici laterali escono quasi regolarmente allo stesso livello da due poli diretti nello stesso senso; così che se una radice sorge dal polo esterno della stela esterna, l'altra si parte contemporaneamente dal polo interno della stela interna. Invero il comportamento è lo

stesso come nelle nastriformi monosteliche, poichè il polo interno della stela interna è, rispetto a questa, anche esterno, cioè più lontano dalla radice-madre e diretto nello stesso senso del polo esterno della stela esterna.

Se le due stele sono tanto vicine da non lasciar spazio sufficiente al cono vegetativo della nuova radice, questa irrompe non nel senso della mediana, ma perpendicolarmente ad essa. Si direbbe che partecipano alla formazione sua tutte due le placche polari, ed invero il caso si compie, per raro che sia, quando le due schizostele non si sono perfettamente divise, ed il cono si inizia fra i due tratti dell'endodermide che ancora li riunisce. Il pericambio si differenzierebbe allora ed entrerebbe in attività anche prima che le due schizostele si dividono.

In nastriformi tri- o tetrasteliche la formazione delle radici laterali è polare, quando le stele sono diarche, ma può essere anche laterale se le stele sono poliarche. Questo caso è raro, ma può compiersi contemporaneamente all'altro.

Le polari-esterne escono in linea diretta e per la via più breve; le polari-interne in forma di archi.

#### Fava (*Vicia Faba*).

La tendenza delle radici a svilupparsi dalle placche polari è spesso così grande da trovarne fino a tre nello stesso senso e livello in una radice tetrastelica; mentre d'altra parte in una radice tetraarca partecipavano alla formazione d'una polare due placche xilemiche ed un gruppo di sclereidi in esse compreso e che nel fatto aveva posizione polare. Rispetto a questo le due placche xilemiche, orientate secondo un angolo di  $45^{\circ}$ , deviavano in modo da prendere posizione quasi polare e disporsi parallelamente al gruppo polare di sclereidi allungatosi nello stesso senso.

Siffatta tendenza si esplica anche in altro modo. Se per es. uno dei poli della stela è occupato da floema invece che da xilema, può il cono che da questo si origina, ripiegare a poco a poco, abbandonando la posizione normale per assumere quella polare. L'illusione che esso sia di origine polare è perfetta.

Una differenza riscontrasi, oltre che fra polo esterno e polo interno della stela, anche tra orlo esterno ed orlo interno della nastriforme. S'intende che se il primo comportasi come sede preferita delle formazioni nuove, in ossequio al principio morfoestetico del



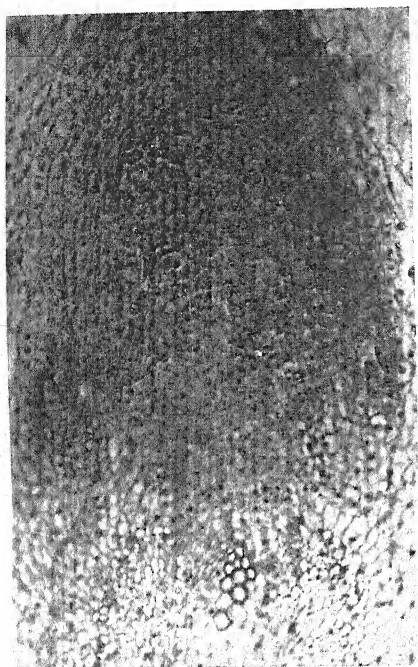


Fig. 2.

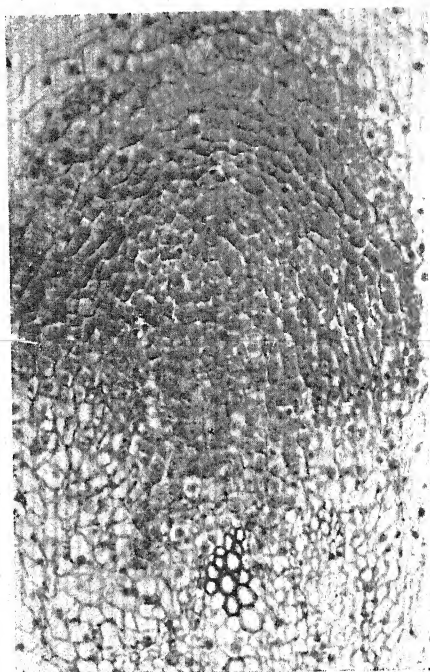


Fig. 3.

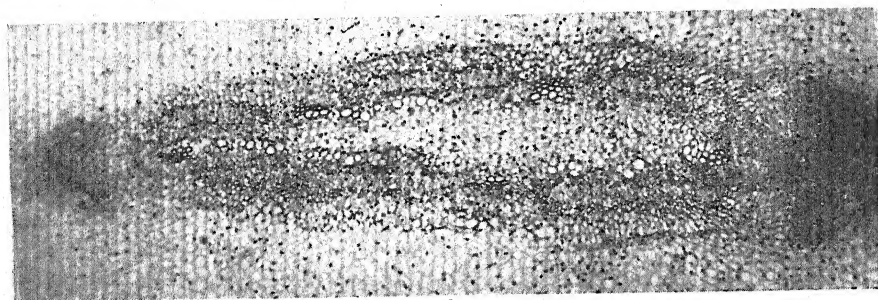
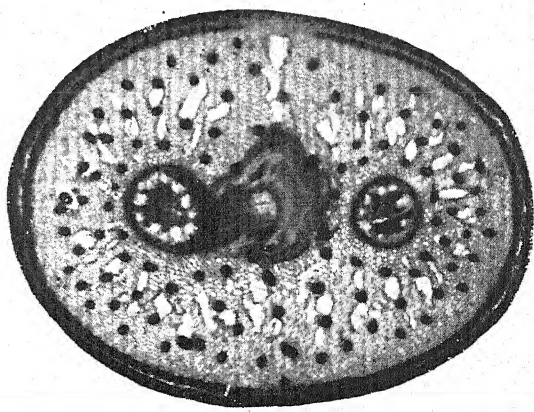
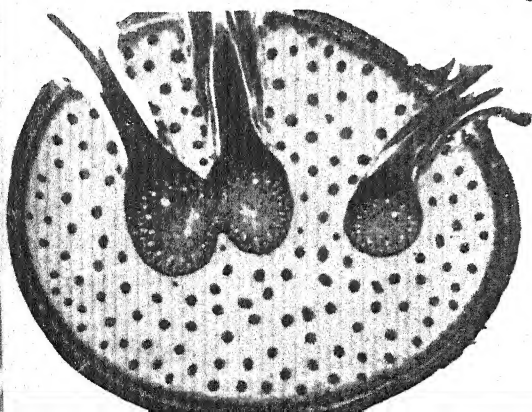
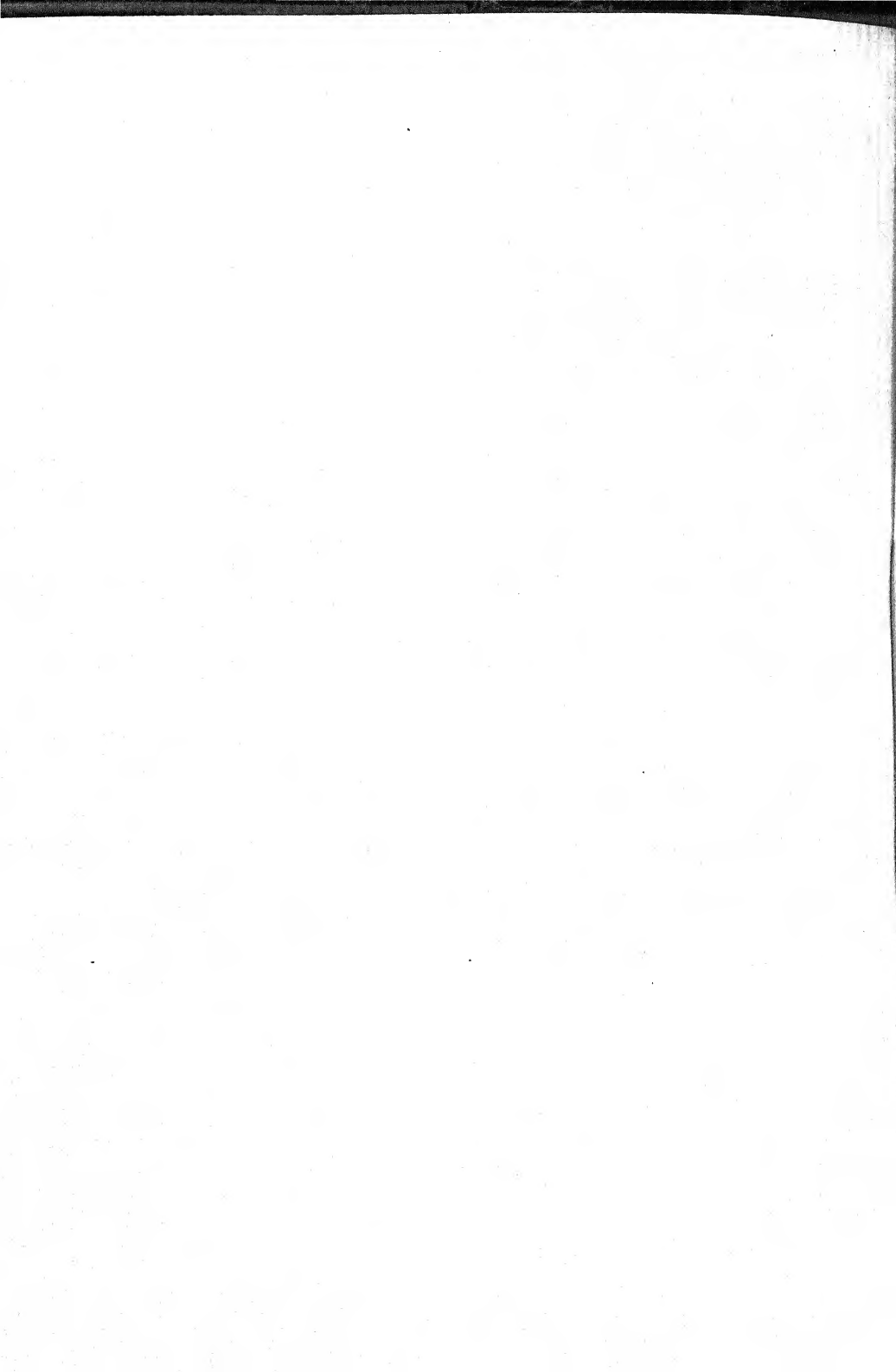


Fig. 1.





NOLL, offre pure vantaggi ecologici non lievi. Quest'orlo e, invero, esterno e quindi il meglio appropriato per la formazione di radicele laterali, che, d'altra parte, possono meglio sfruttare il substrato di quello che non farebbero se uscissero dal lato concavo.

Le radici polari si distinguono dalle laterali per le dimensioni più modeste e per l'impianto meno ampio del cono vegetativo, in quanto il pericambio partecipa alla formazione delle laterali con un arco più esteso di cellule che per le polari (cfr. fig. 4 tav.).

Il percorso delle radici dai poli interni delle radici di o polisteliche è tanto più breve e quindi diritto quanto più lontane le relative stele. Se queste si distanziano quanto appena il diametro della più piccola di loro, i coni irrompono in forma di arco. Questo modo di uscire farebbe credere che le radicele in certo modo avvertono la presenza delle vicine stele, sia meccanicamente sia per altri stimoli trofici o chimici, epperò ad angolo col piano mediano o ad arco vengono all'esterno secondo che la stela è più o meno vicina.

L'impiego della forma ad arco richiede certo uno sforzo notevole, ma l'uscita all'esterno per la via, se non più breve, più semplice viene raggiunta.

Una relazione tra la forma delle placche xilemiche e la capacità loro a dar radici non pare ch'esista. Piastre xilemiche in forma di cuneo, spingentisi fino al pericambio, non sono più radicele di altre a sviluppo interno ed a forma di 0.

La schizostelia nelle nastriformi è spesso concomitante od anche provocata da lacune, che si destano nel parenchima fondamentale della stela e che, rigenerandosi, per colmarsi, tendono a spingere verso la periferia i vasi del sistema conduttore: lo xilema in forma di placche tangenzialmente estese, il floema in forma di ghirlande. Però ad onta della posizione periferica che moltiplica la superficie al limite dei fasci conduttori col pericambio, questo non prolifera in modo particolare da produrre nuove radici. Sorprende pure che nella zona di scissione di una stela, ai poli interni delle due schizostele derivatene, dove appunto il pericambio si forma per distensione dell'antico, esso rivela una maggiore attività, in conseguenza forse del persistente stato meristemico o dello stimolo che deriva dalla scissione della stela.

Avvenuta la scissione di una placca xilemica tabulare in singole piastre cuneiformi, con tendenza da parte loro di spingersi alla periferia, possono anche queste dar luogo alla formazione di radici

lateralì, oltre che quella, più consueta, delle polari. In un caso da me osservato tre placche così originate davano luogo a tre coni radicali nello stesso senso e livello, che solo per l'ampiezza dell' arco del pericambio non si fondevano in un cono unico.

Riguardo alla formazione di radicele secondarie, le schizosteie si comportano diversamente secondo la posizione loro. Le mediane sono meno radicifere di quelle polari, sia per la povertà di elementi formativi, sia perché la scissione si compie a distanza dalla base, quando i processi formativi accennano a declinare e le steie a sparire, causa l'estrema esiguità loro.

Del resto steie ridotte a pochi vasi xilemici sono capaci di formare poderose radici lateralì, in condizioni anche difficili di sviluppo, il che rivelerebbe un particolare stato meristematoico, che se pure tende a spegnersi dalla base verso l'apice, si rivela pur sempre con la formazione di piccoli coni vegetativi, che però non sempre arrivano a perforare la corteccia.

Steie e radicele s'influenzano reciprocamente. Alla superficie di contatto si appiattiscono, mostrando tracce evidenti di pressione reciproca. Naturalmente la punta di un cono vegetativo, a causa della sua consistenza meristematoica, risente più dell' opposta steia, ma non tanto da perforarla, né da venir scisso, all' apice, da essa. In realtà mi è riuscito una volta sola ad osservare nella *Vicia Faba* un caso di perforazione di una radicele di 2° ordine da parte di un'altra dello stesso grado, sì da simulare nella zona d'incontro una specie di X. Ma che lo stesso non possa avvenire in radici polisteliche dipende: 1. dal fatto che trattasi di radici di grado diverso; 2. i coni radicali sono ancor giovani e quindi non in grado di perforare steie più vecchie; 3. i coni vegetativi incurvandosi od allontanandosi dalla mediana, perdono la loro forza meccanica di penetrazione.

Queste osservazioni sarebbero confermate da quelle del PIERCE, che ha visto le radici lateralì di *Pisum*, seminato su foglie, tuberì o ramoscelli verdi, penetrare nel parenchima fondamentale, mai nel tessuto conduttore o nelle masse sclerenchimatiche.

Come si spiega la tendenza a formare radici lateralì prevalentemente ai poli? Trattasi forse di uno stimolo specifico insito nella forma stessa delle radici fasciate o di particolari condizioni strutturali o trofiche?

La tendenza a portare le placche xilemiche primarie e le corrispondenti zone destinate a formare nuove radici laterali possibilmente là dove queste possono per la via più breve e più diretta venir fuori, venne designata dal compianto NOLL „morfoestesia“, cioè sensibilità della pianta per la forma e posizione del proprio corpo. Epperò le radici laterali delle radici-madri ginocchiate escono dalla parte convessa e non dalla concava della ginocchiatura.

Alla stregua di questa ipotesi la formazione di radici laterali può spiegarsi ai poli esterni, non a quelli interni di una

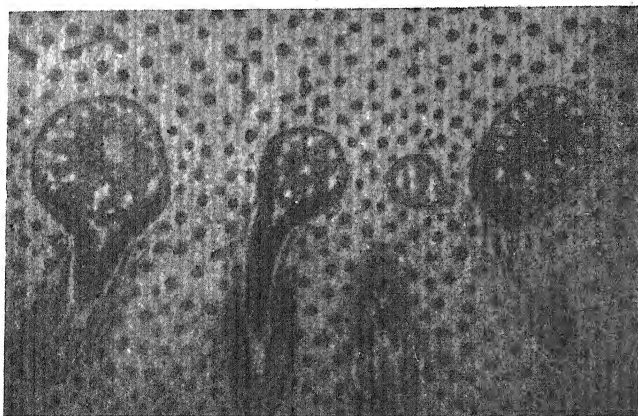


Fig. 1. — Radice polistelica con quattro radicelle omotropiche, di cui le mediane parallele e le laterali volte in fuori ad arco per non intralciarsi mutuamente nella loro funzione. Nell'insieme i quattro coni si dispongono a ventaglio.

radice distelica, poichè soltanto i primi confinano all'esterno e possono più facilmente di quelli interni formare radici laterali. A parte però il fatto che tale formazione è ai poli di radici nastriformi meno regolare che alle convessità di radici ginocchiate, è certo che radici polari si formano non solo in schizostele fasciate ma anche in altre cilindriche, che in confronto alle prime non sono così fasciate epperò non lasciano riconoscere poli e facce. Tanto meno può spiegarsi perché le stele situate nel mezzo, non ai poli di radici polisteliche, diano radici polari ad onta della loro posizione interna.

Che una stela eserciti un certo stimolo sui coni vegetativi di una prossima e ne determini la direzione, è difficile ammettere, per il fatto che il cono non si avvia in linea diritta verso l'altra stela, ma si volge da una parte sì da evitarla invece di compri-merla o tanto meno di perforarla.

Stimoli d'altra natura, trofici ad es., non è facile invocare, poiché siffatte radicele serpono per lungo tratto nella corteccia della radice madre, sia in senso orizzontale che in senso ver-ticale.

Che una differenza di tensione nel pericambio fra i due

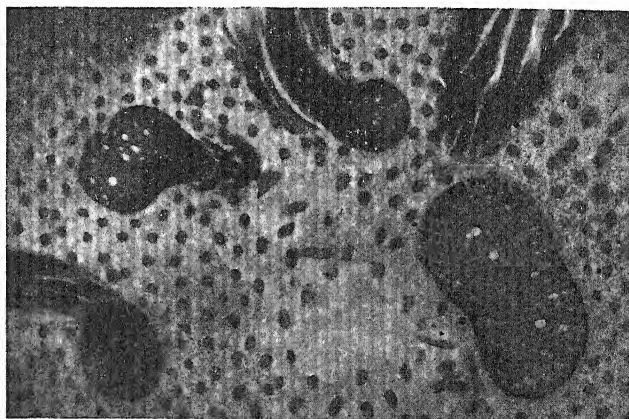


Fig. 2. — Quattro coni vegetativi di radici omotropiche, che, per meglio uscire all'esterno, si volgono in fuori ad arco, meno quella (sup. sinistra, in sezione a forma di cuore) che si volge in senso inverso ed è costretta a percorrere una via molto lunga per uscire all'esterno, dato che riesca a farlo.

orli antagonistici, esterno e interno, eserciti una sorta di stimolo potrebbe forse ammettersi stando alle ricerche di MAX NORD-HAUSEN.

Ad una differenza di tensione o meglio ad una pressione negativa venne riferito il fenomeno morfoestesia, negli studi sulle radici di Palme, da me compiuti in Sicilia con l'amico Prof. BUSCALIONI. Forme ritenute prima come teratologiche, potevano essere ottenute artificialmente mediante azioni trau-matiche.



**Palma (*Phoenix dactylifera*).**

Nella Palma, le radici laterali, derivino da una o da più stele, crescono spesso parallele fra di loro, sono cioè omotrope — il che rivela un'origine comune sia dall'equatore, sia dai poli (faccie e poli).

Non di rado le radici si dirigono l'una in senso contrario all'altra, sono cioè antitrope — si formano allora su facce opposte nelle diverse stele, oppure l'una trae origine da un polo di una stela e l'altra da un polo o punto qualsiasi di quella vicina.

Il parallelismo delle radici omotrope appare poco favorevole

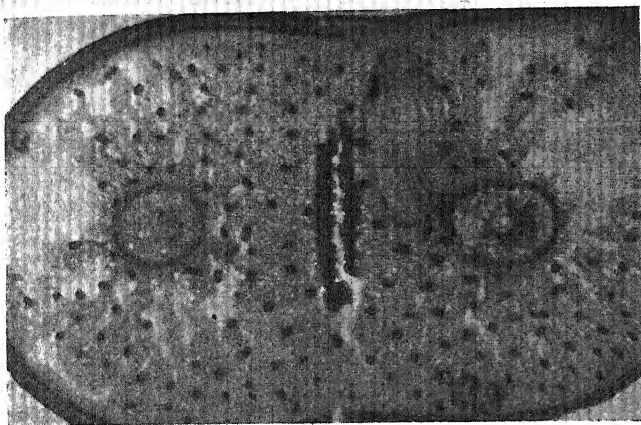


Fig. 3. — Radice distelica in via di dare due schizorhize, come dimostra la lacuna longitudinale mediana. Il cono vegetativo della stela destra, pur uscendo dal polo interno della stela, non segue in linea retta la direzione iniziale, ma si volge immediatamente ad arco verso l'esterno e parallelamente alla lacuna, incuneandosi fra questa e la propria stela.

alla funzione loro, ed allora esse provvedono col divergere, i loro coni l'uno dall'altro si da figurare in sezione come un ventaglio (fig. 4, tav.). Dal punto di vista fisiologico, tanto l'uscita ad arco, quanto la direzione antitropa sono condizioni vantaggiose per la funzione dell'assorbimento.

Talora infine esse seguono una direzione poco conforme al loro normale funzionamento, come p. es. quando, nate da una stela periferica di radice polistelica, si portano verso l'asse della radice, invece che portarsi fuori per la via più breve o diretta

fig. 2), o quando due radici si avviano l'una contro l'altra (fig. 4). Nel primo caso, per venire alla luce, le radici devono percorrere una via lunga e difficile, perchè disseminata da stele e cordoni meccanici. Nel secondo caso l'incontro di due radici, se anche effettivamente non conduce fino all'incontro ed all'urto degli apici, provoca gravi perturbazioni nello sviluppo loro. Il che evitano volgendosi ad arco e cambiando posizione non appena, partite dalla stela, trovansi dirette su una falsa via, quasi che siano dotate di una sensibilità speciale, che fa loro evitare ostacoli e tragitti troppo lunghi (fig. 3).

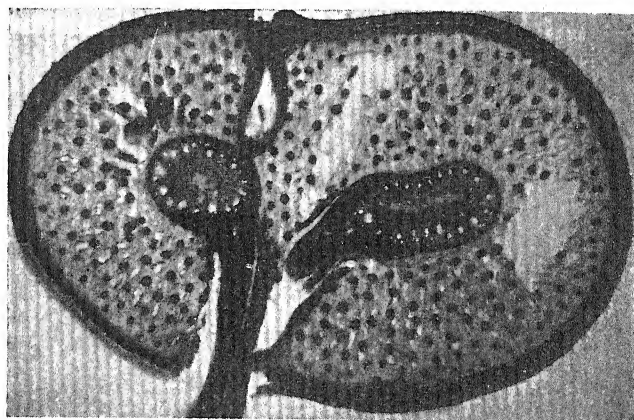


Fig. 4. — Radice distelica con due radicelle antitropiche emesse dai poli interni delle due stele. Nella figura le radici sono convergenti in basso.

La radice esce dalla corteccia in senso trasversale rispetto all'asse della stela materna; però qualche volta segue una strada inversa, discendendo in linea verticale od obliqua nell'interno della corteccia, in cui scarta, schiaccia o digerisce le cellule, esaurendosi a poco a poco, lungo la via anomala, ed uscendo infine all'esterno. Intanto, per effetto della forte compressione per parte dei tessuti circostanti, le radici a corso anomalo sviluppano un sistema meccanico particolarmente robusto. I fasci corticali meccanici sono serrati gli uni contro gli altri oppure fusi insieme da formare quasi come un anello scleroso concentrico.

Quando le radici secondarie sorgono nel punto in cui la primaria si scinde per dare origine a due o più schizostele, esse



cercano quasi sempre — incurvandosi opportunamente nel tragitto attraverso la corteccia — di sfuggire la zona, in cui sta per avvenire la lacerazione del tessuto corticale e la conseguente formazione di periblema (fig. 4). Alla tendenza costante di uscire all'aperto per la via più breve farebbe eccezione il caso del trapasso di due radici secondarie da una schizorizza all'altra. Trattavasi qui di una radice primaria in via di divisione e contenente quattro stele, di cui le due di un lato — disuguali e destinate ad una delle schizostele — avevano dato origine ciascuna ad una radice secondaria. Queste, seguendo dapprima una falsa via, si erano portate verso l'asse della radice madre, fino al punto in cui formavasi nuovo periderma per effetto dell'avvenuta lacerazione corticale. Offrendo il periderma grande resistenza al progredire delle radici, queste, anzi che venire all'aperto in corrispondenza della ferita, continuarono la loro via attraverso la corteccia per portarsi nella schizorizza opposta (venendo all'esterno), per una via obliqua e facendo quasi credere ch'esse appartenessero alla radice, che non le aveva originate. Anche questa però emise quasi subito da entrambe le sue stele due radici.

Ora che la fasciazione si è rivelata quale fenomeno non solo diffuso ma pure importante, dal punto di vista genetico, si da non sottrarsi alle norme ereditarie, cadono qui opportune alcune considerazioni sulla natura sua e del come ora potrebbe essere interpretata dopo le ricerche di BUSCALIONI e mie, compiute sulle radici di Palma.

La fasciazione, stando al parere di alcuni teratologi, implica la comparsa di più apici vegetativi disposti secondo uno stesso piano, che è poi quello della fasciazione (a prescindere ben inteso dai casi di fasciazione anulare). Ora ciò è vero soltanto in parte per le radici della Palma, ma non è meno vero che profonde appaiono le differenze, allorchè si studia il modo con cui si formano in queste piante gli apici multipli, la cui origine va ricercata nell'azione per lo più continuata delle invaginazioni e della frammentazione stelica semplice.

Per radici fasciate sono da ritenersi tutte quelle che oltre all'avere un numero eccessivamente grande di fasci si presentano più o meno allargate, nastriformi, secondo me, ed hanno un pleroma più o meno anomalo in seguito appunto all'eccessivo sviluppo dei desmi o fasci. Le disposizioni però rinvenute nella

Palma vanno esaminate con molta prudenza prima di ritenerle particolari alla fasciazione, essendo il solo pleroma quello che accomunerebbe tali radici a quelle fasciate. Il solo pleroma si svilupperebbe disugualmente nelle singole facce in seno ad un periblema, che mantiene immutate struttura, forma e simmetria.

In conseguenza della schizostelia, le stele di nuova formazione nel momento in cui si separano l'una dall'altra, presentano asimmetria evidente nel senso che elementi neoformati si formano lungo la zona di scissione, diretti a rimarginare la ferita prodotta dal processo schizostelico, mentre dal lato opposto le stele conservano gli elementi primordiali e quindi la struttura, già da tempo fissata. Tale antagonismo strutturale provoca tensioni ben diverse ai due poli della stela — il giovane ed il vecchio — che producono accrescimenti disuguali lungo i vari settori del cilindro centrale. L'accrescimento disuguale su due lati opposti della stela conduce all'incurvamento dell'organo epperò alla separazione prima delle schizosteie, poi delle schizorrizze.

Queste ultime non sempre rivelano l'accrescimento delle radici secondarie, che si arrestano per poco o per sempre nel loro sviluppo, o di cui l'una si arresta, l'altra continua a crescere. Si ha così una radice vigorosa con al fianco una più piccola che può venir scambiata con una radice laterale.

Le radici collaterali, od anche gemelle, si formano al di sopra della zona di schizorrizza ed in prossimità più o meno immediata, quasi che il processo di scissione della radice-madre costituisca uno stimolo per la formazione di radici laterali. Non di rado le radici laterali possono nascere al di sotto di quella zona, ma in tal caso manca spesso la collateralità, nascendo una radice sola oppure una sola delle schizorrizze provasi ad emettere assi laterali. E' raro che le schizosteie, appena uscite dal processo che le ha originate, abbiano forma cilindrica e quindi la possibilità di emettere da un punto qualsiasi della stela nuove radici. Se invece si foggiano a gronda od a nastro, le radici laterali si formano o ad uno od a tutti due i poli ed in senso opposto l'una all'altra, sono cioè antitrope.

Frequenti sono i casi in cui le radici nascono dal lato convesso della stela materna, con reticolo radiceifero così esteso da raggiungere perfino i poli della stela od estendersi su larghissimo tratto della faccia d'impianto. Pur essendo numerosi i casi di

origine equatoriale e polare delle radici laterali, le polari sembrano più frequenti rispetto alle altre, per quanto la presenza di parecchie stele è la tendenza nei con radicali a ripiegarsi od a seguire percorsi variabili non permetta distinguere bene la preminenza di poli. Così può darsi che una stela emetta contemporaneamente una radice da un polo ed un'altra da una delle due faccie oppure dia origine a due radici equatoriali.

Il rapporto fra schizorrizia ed origine di radici secondarie intercede pure fra queste e la schizostelia. La comparsa dell'una collegasi alla presenza dell'altra, per cui non trattasi di una mera accidentalità, data la frequenza con cui le schizostele formano radici laterali.

Frequente è il caso che una stela da un lato si frammenti, dall'altro emetta radici. I due processi talora si svolgono ai poli opposti, talora in campi molto prossimi. Non di rado due radici nascono contemporaneamente sulla stessa stela in via di scissione e su di un'altra già scissa. Le radici laterali, come in quest'ultimo caso, sorgono da frammenti molto esigui di una stela, in confronto molto ridotti rispetto alla radice che ne è derivata. In un caso affine la stela si era profondamente strozzata, ed una delle metà aveva formato una radice, il cui reticolo invece di arrestarsi allo strozzamento, aveva invaso parte del periciclo dell'altra metà, senza che questa accennasse a formare radici.

D'ordinario quando è prossima una schizorrizia, tutte quante le stele, o per lo meno le maggiori, entrano in attività contemporaneamente, per cui in una stessa sezione trasversale s'incontrano più radici secondarie. E come le stele più esigue possono produrre radici superiori alle proprie dimensioni, così le stele più poderose possono produrne due od anche più, che si sviluppano e crescono, mentre quelle di stele esigue vanno facilmente a male per contendersi spesso lo spazio.

Ma piccole o grandi che siano le radicle, in genere esse ubbidiscono alle leggi di simmetria. Ché se nelle Palme (*Phoenix dactylifera*) lo sviluppo simmetrico dell'organo intorno al suo asse non è più permesso sia dallo sviluppo eccessivo dei fasci vascolari (desmi), sia da altre condizioni, per lo più d'ordine meccanico, si ha il passaggio dalla forma cilindrica a quella fasciata, in cui l'organo diventa appiattito. Il singolare comportamento venne

già da me illustrato, trattando delle radici fasciate di *Vicia Faba*, ottenute su fittoni privati dell'apice.

Come risultato d'indole generale rileverò il fatto, da me già messo in evidenza, che l'apice vegetativo di tali radici nastriformi, artificialmente ottenute, non risulta da una pluralità di apici o che almeno tale condizione non é indispensabile per la fasciazione di un asse, caulinare o radicale che sia, ma é piuttosto un fenomeno secondario. La comparsa infatti di più apici vegetativi é fenomeno che segue e non precede la molteplicità delle stele e che, verificandosi, dà sempre luogo alla schizorrizia. La fasciazione verrebbe così, invece che favorita, contrariata. La schizostelia può invece conciliarsi con la presenza di un solo apice, munito però almeno di due pleromi.

Se la duplicità dell'apice e non la costituzione intima del desma fosse la causa vera della fasciazione, questa dovrebbe essere frequente nelle Crittogame vascolari dicotomiche, con sistema vascolare affine a quello della Palma, mentre mai é stata riscontrata in quelle.

Alcuni punti di analogia si sono rivelati tra le fasciazioni di Fava e quelle di Palma, come ad es. la schizostelia, nonché la disposizione degli elementi xilemici e corticali intercedenti fra le stele secondo l'asse maggiore trasverso. Quanto si verifica nella Palma si verificherebbe nella Fava se per condizioni di struttura, lo spazio in senso trasversale che le radici hanno per formarsi, potesse variare e diventare proporzionale al numero dei fasci contenuti nelle singole radici in formazione.

Da ciò non può inferirsi che le radici nastriformi della Fava sono fasciate e quelle della Palma no, se la fasciazione volesse interpretarsi diversamente da quello che finora si é fatto. Le nastriformi di Fava sono polimorfe se di tipo seriale, di forma e struttura meno variabile se collaterali (gemelle), derivate da due radici nate nello stesso senso e piano trasversale.

Le condizioni che determinano la fasciazione nelle radici (difetto di spazio in corrispondenza della base d'impianto) son diverse da quelle che determinano la fasciazione nei fusti — ciò che spiega forse come la fasciazione sia relativamente rara nelle radici, per quanto sia difficile seguirla, causa la vita ipogea. Importa, d'altra parte, considerarne pure l'origine: le radici nascono profondamente, i fusti superficialmente, epperò sono più liberi rispetto alle radici. Solo le schizostele di Palma nel dividersi

divengon nastriformi. Come nella Palma, così nella Fava, possono formarsi — ma con estrema rarità — imbuti apicali per invaginazione della corteccia nel cilindro centrale.

Tali imbuti stabilirebbero un'analogia, se non un'omologia perfetta, con la fasciazione anulare del NESSTLER, poiché analogamente a quanto avviene nella Palma da datteri ha luogo la formazione di fasci di xilema e floema, inversi rispettivamente alla cerchia normale.

Le analogie fra le radici di Palma e di Fava, oltre che con quelle avventizie di *Nerium Oleander*, studiate da BUSCALIONI e MUSCATELLO su foglie coltivate in acqua, diventano più sentite in vista della struttura anomala del pleroma, della tendenza nelle stele a smembrarsi per dicotomia e per politomia, che però si esplica sempre secondo il tipo della frammentazione semplice.

#### Mais (*Zea Mays*).

Un breve cenno meritano le radici di Mais — breve dopo quello fatto per le radici di Palma, le quali per molti riguardi mostrano un comportamento analogo che qui non giova ripetere, per trattare di quello più caratteristico.

Il Mais venne coltivato in soluzioni nutrienti, ma i risultati qui riassunti si riferiscono a radici nastriformi, cresciute in terreno naturale epperò più paragonabili a quelle delle Palme.

Nel Mais, come nella Fava, la formazione di radicelle laterali è polare. Anzi in quelle radici, più o meno nastriformi ed in procinto di scindersi per strozzamento successivo, è appunto in questa zona che suole avvenire dal lato convesso la formazione di radicelle, mentre da quello concavo il pericambio prolifera abbondantemente, senza però condurre alla formazione di nuovi coni. In confronto alla Fava sorprende che nel Mais le radici polari interne non vengono all'esterno per la via più breve, in forma di arco, ma, ribelli alla gravità, vagano nella corteccia in senso orizzontale fino a raggiungere l'altra stela e correrle parallelamente, descrivendo in corrispondenza al polo interno di questa un lieve arco. La loro lunghezza può essere 4—5 volte quella del diametro trasversale.

Una seconda radice omotropica, uscita ad un livello superiore dal polo esterno dell'altra stela, obbediva alla legge della gravità, avviandosi non direttamente fuori, ma perforando un lungo tratto della corteccia in senso verticale, sì da apparire tagliata tras-

versalmente dalla stessa sezione che aveva tagliata l'altra omotropica per un lungo tratto longitudinale.

Una vicenda importante dal punto di vista anatomico, più che da quello genetico, è l'emigrazione dei vasi grandi, ad ognuno dei quali si addossano 2—3 piastre xilemiche, dalla periferia verso l'interno, verso il tessuto midolliforme.

Questi vasi larghi e beanti avranno molto probabilmente la funzione di aerare i tessuti più profondi non diversamente da quanto il MONTEMARTINI ha osservato in alcune Bambusee, che per alcuni riguardi ricordano appunto le Maidee.

Per alcuni altri riflessi, di natura ecologica, le radici di sostegno del Mais ricordano d'avvicino quelle corrispondenti della Palma da datteri. Escono in forma di archi dai nodi del culmo e, causa la ristrettezza dello spazio lor concesso nella corona nodale, diventano nastriformi per poi assumere la forma cilindrica nel terreno od anche qui scindersi in più schizostele.

La vicenda da me osservata nel *Pandanus caricosus* di ricostituire l'apice, artificialmente fenduto, col penetrare nel terreno e farlo, così integrato, continuare a crescere verticalmente, non ho potuto osservare nelle radici di Mais.

### Resumé.

Homotropie in der Bildung von Seitenwurzeln tritt als Regel, Antitropie nur als Ausnahme auf.

Entsprechend dem Wachstum der Wurzel in die Länge erscheint die longitudinale Homotropie als Regel, die transversale als Ausnahme.

Neigt die Wurzel zum bilateralen Bau, wächst sie also in der Querrichtung ungleichmäßig, wird sie bandförmig, so zeigt sie dementsprechend auch eine transversale Homotropie, während die longitudinale Homotropie meist nach den Schmalseiten (Polen) verlegt wird. Von diesen wird die äußere — d. h. die von der Mutterwurzel abgewandte Seite oder der Außenpol — meist bevorzugt.

Die polare Seitenbewurzelung erscheint als ein besonderer Fall der Exotropie, welche wahrscheinlicherweise durch die Spannungsdifferenz im Gewebe der antagonistischen Außen- und Innenflanken oder Polen der Breit- und Schmalseiten bedingt wird.

Gegen diese Auffassung spricht jedoch die Bildung von Seitenwurzeln in polarer Richtung auch an zylindrischen Stelen polystelischer Bandwurzeln.

Im Gegensatz zu der polaren Seitenbewurzelung steht die seltenere, an den Breitseiten stattfindende laterale Wurzelbildung.

Eine Bilateralität in dem üblichen Sinne kommt zwar nicht zustande, wird aber oft angestrebt und in einigen Fällen auch erreicht.

Die Entstehung von Seitenwurzeln an den Enden der flachgedrückten Monostele deutet auf innere organisatorische Verhältnisse hin.

Ein innerer Gegensatz im Verhalten beider Pole wie bei der Polarität im Sinne VÖCHTING's ist zwar nicht vorhanden. Verschieden sind nur die breiten und schmalen Seiten der Stelen hinsichtlich der Häufigkeit der Neubildungen. Demzufolge handelt es sich um eine neubildende Tätigkeit.

Das Verhalten von bandförmigen Wurzeln hinsichtlich ihrer Seitenwurzeln erscheint bei Mono- resp. bei Dicotylen in manchen Beziehungen analog.

Unter den ersteren verhalten sich Mais- und Dattelpalmenwurzeln unter einander ähnlich; nicht so im Vergleich zu denen von *Vicia Faba*. Letztere zeigen ihre Xylemelemente zu einer einzigen tafelförmigen Platte meist eingereiht, die nach dem Scheitel hin sich in einzelne Gruppen auflöst. Dementsprechend läßt sich eine innere- und eine äußere-polare Bewurzelung erkennen.

Die Wurzeln der Dattelpalme sind meist polystelisch und zeigen ihre Stelen ordnungslos zerstreut, so daß Homo- und Antitropie unregelmäßig vor sich gehen und sich nebst den übrigen Vorgängen in viel komplizierter Weise abspielen. Das natürliche Verhältnis des 8 % von bandförmigen *Faba*-Wurzeln läßt sich künstlich bis 37 % erhöhen. Die Forschung ihrer Neubildungen hat daher einen besonderen genetischen Wert. Ein solches Verhältnis läßt sich bei Palmenwurzeln nicht so genau bestimmen; jedoch kann der Experimentator es künstlich erhöhen und nach Möglichkeit auch näher erörtern.

Als eigene Fälle der Rhizotaxis verdienen Homo- und Antitropie besondere Achtung, indem sie außer einen physiologischen und ökologischen Wert, auch eine philogenetische Bedeutung aufweisen.



### Lavori citati.

- BERTRAND, Lois des surfaces libres. — Bull. de la Soc. botan. de France, 1884, T. XXXI.
- BUSCALIONI, Il legno crittogamico del fascio vascolare ecc. Malpighia, 1921.
- " LOPRIORE, Il pleroma tubuloso, l'endoderme midollare, ecc. nelle radici di Palme. — Accademia Gioenia, Serie V, vol. III, Catania, 1909.
- JUNGELSON, Sur des épis anormaux de Mais obtenus à la suite du traitement cuivrique de la semence. — Revue génér. de Botan., pag. 244, 261, 1917, T. XXIX.
- KOEHLER, Ueber plastische und anatomische Veränderungen bei Keim- und Luftwurzeln durch partielle, mechanische Hemmung. — Dissertation, Leipzig, 1902.
- LOPRIORE, Regeneration gespaltener Stammspitzen. — Ber. d. Deutsch. bot. Gesell., 1895.
- " Regeneration gespaltener Wurzeln. — Nova Acta Ac. Leop. Carol. Halle, 1896, Bd. LXVI.
- " La fasciazione delle radici in rapporto ad azioni traumatiche. — Atti Accad. Gioenia, Vol. XVII, Catania, 1903.
- " Künstlich erzeugte Verbänderung bei *Phaseolus multiflorus*. — Ber. d. Deutschen bot. Gesell., Bd. XXII, 1904.
- " Verbänderung infolge des Köpfens. — Ibidem.
- " Regeneration von Wurzeln und Stämmen infolge traumatischer Einwirkungen. — Résultats scientifiques du Congrès internationale de Botanique, Wien 1905, Jena 1906.
- " Bandförmige Wurzeln. — Ac. Leop. Carol. Halle, 1907.
- " Zwillingswurzeln. — Wiesner's Festschrift, Wien, 1908.
- " Homo- und Antitropie in der Bildung von Seitenwurzeln. — Ber. d. Deutsch. bot. Gesell., Bd. XXVI., 1908.
- " Genetica sperimentale, Utet, Torino, 1920.
- " Teratologia sperimentale. — Riv. Biologia, IV., Roma, 1922.
- " Stele tabulari di radici nastriformi della *Vicia Faba*. — Accad. Gioenia, Catania, 1923.
- MINGAZZINI, Rigenerazione nei Tunicati. — Bull. Società Naturalisti Napoli, 1891.
- MONTEMARTINI, Contrib. allo studio del sistema aerifero delle Bambusee. — Contr. Biologia vegetale. Palermo, 1913.
- NEMEC, Studien über die Regeneration. — Berlin, 1905.
- NOLL, Bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung von Seitenwurzeln. — Thiel's Jahrb. XXIX., 1900.
- SIMON, Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze. — Pringsheim's Jahrb., Bd. XL., 1904.
- VÖCHTING, Transplantation am Pflanzenkörper, Tübingen, 1892.
- " Ueber Organbildung im Pflanzenreich. I. u. II. Teil, Bonn, 1878—84.

### Spiegazione delle figure della tavola □.

- Fig. 1. *Vicia Faba*. Sezione trasversale di radice con due coni antitropici, di cui il destro é polare esterno, il sinistro é polare interno. I due coni hanno sviluppo proporzionale a quello dei due poli della radice-madre.
- Fig. 2. Sezione longitudinale del cono sinistro della stela precedente.
- Fig. 3. Sezione long. del cono destro della stessa stela.  
Le due sezioni differiscono per l'ampiezza diversa dei coni e delle placche xilemiche, da cui prendono origine, costituite da due file di vasi in una, da tre nell'altra. Ben distinto ai due lati dello xilema é il percorso dell'endoderma.
- Fig. 4. *Phoenix dactylifera*. Radice distelica con tre radici equatoriali omotropiche, di cui due partenti dai punti di massima convessità della stela maggiore, che inizia il suo strozzamento.
- Fig. 5. Radice distelica. La stela sinistra emette dal polo interno un poderoso cono che, dirigendosi verso l'altra, occupa l'intero spazio intercedente fra le due e ne digerisce i cordoni meccanici di fibre.



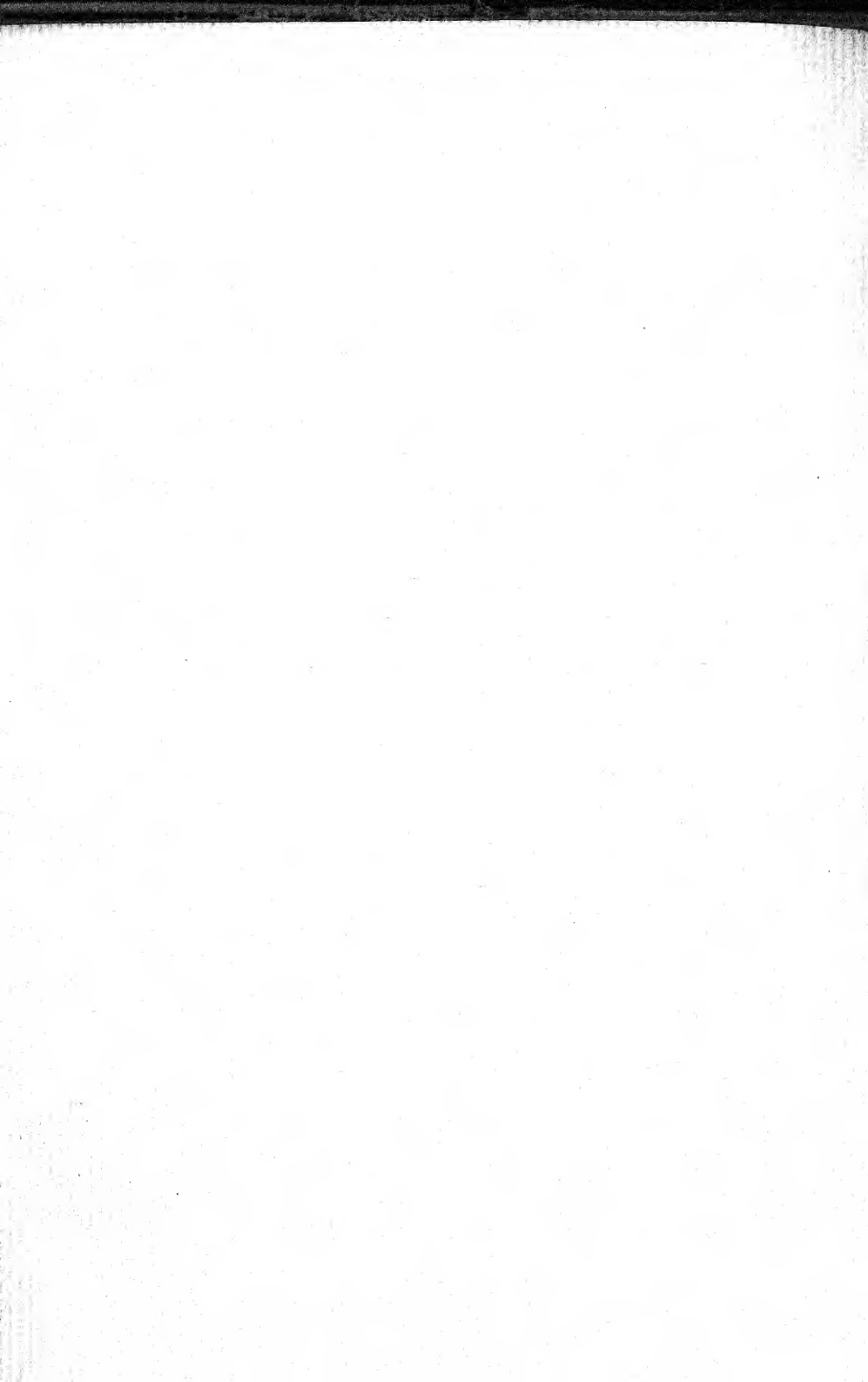
# **Die Mendel-Jahrhundertfeier in Brünn**

**(22.—24. September 1922)**

von

**Dr. Hugo Iltis, Brünn.**

---



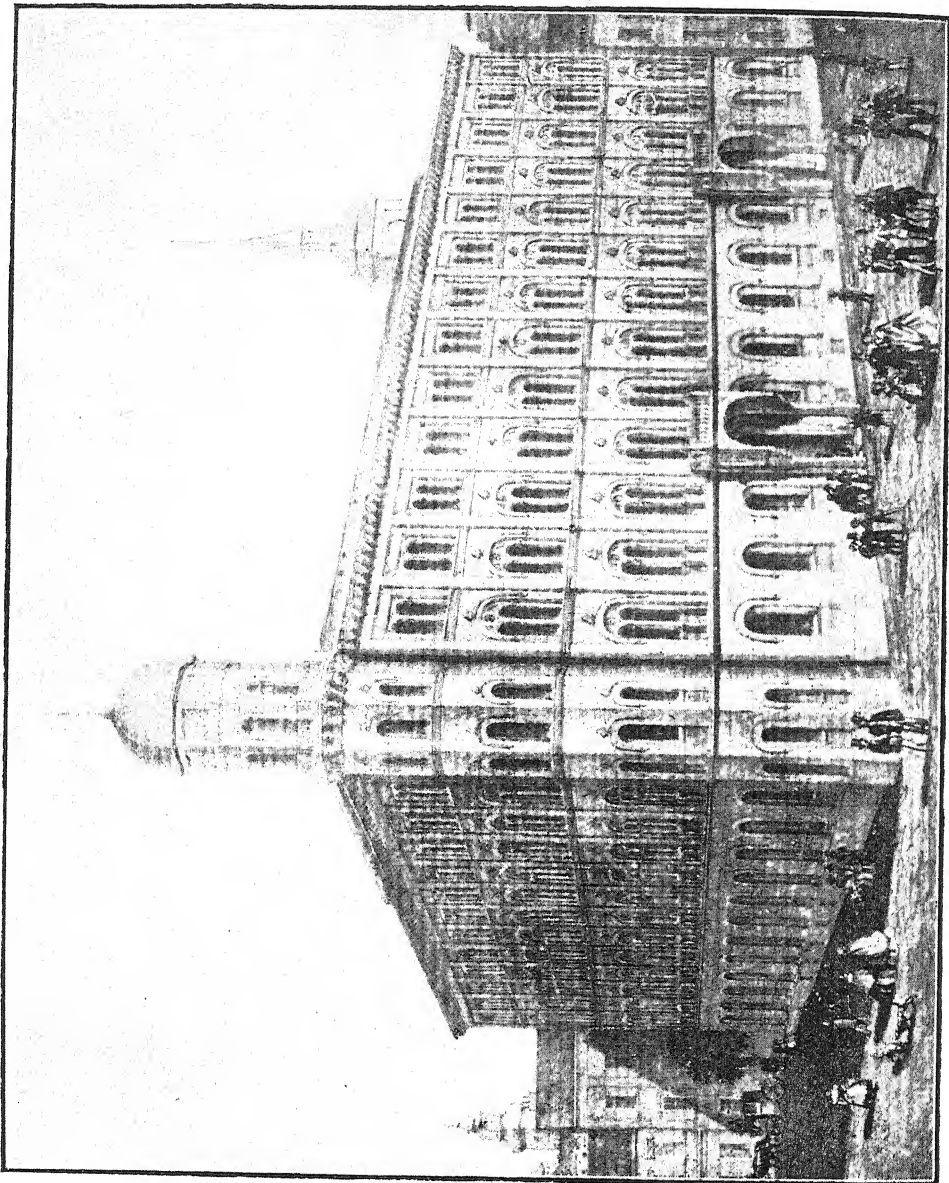
## *Gregor Mendel.*

*Ein Enkel des Prometheus hat entzündet  
Ein heil'ges Feuer. Aus der Welt des Scheins  
Hat er uns einen lichten Weg gefunden:  
Was Leben schöpft aus dem Quell des Seins,  
Was wächst und sich vermehrt, erscheint gebunden  
An sein Gewalt'ges: Eins zu zwei zu eins!*

*Das Chaos der lebendigen Gestalten  
Entwirrt er uns. Ein buntes Mosaik  
Erscheint es nun, darin Gesetze walten.  
Was sich vermengt, wird wieder aufgespalten,  
Und in dem Flusse sieht sein Forscherblick  
Das ew'ge Sein, das ewige Erhalten.*

*Uns Menschen aber sagt ein liches Ahnen:  
Der Weg zur Wahrheit wird ein Weg zum Glück!  
Und mutig schreitend auf den neuen Bahnen  
Bezwingen wir das eiserne Geschick.*

*Einst segnen frohe Enkel ihre Ahnen,  
Die wissend sie von Leid und Schmerz befreit —  
Doch ihm, dem Führer, senken sich die Fahnen,  
Neigt sich die künftige, erlöste Zeit!*



DIE DEUTSCHE STAATS-REALSSCHULE IN BRUNN.



# Die Mendel-Jahrhundertfeier in Brünn

(22.—24. September 1922)

von Dr. Hugo Iltis, Brünn.

1854: Aus der bescheidenen Klosterzelle des Altbrünner Stiftes schreitet in hohen Röhrenstiefeln und im schwarzen Zivilkleid der Ordenspriester der zweiunddreißigjährige Gregor Mendel durch die hallenden Gänge und über die Treppen hinunter zu seinem kleinen, sonnigen Gärtchen, wo er mit Erlaubnis des Prälaten Napp seine Blumen zieht und die Erbsen, mit denen er seine Kreuzungsversuche vorzunehmen beabsichtigt. — Dann, nach einem Stündchen froher Arbeit, setzt er den Zylinder auf den Kopf und wandert rüstig die Bäcker gasse hinauf, den Krautmarkt hinunter zum ragenden Gebäude der Staatsrealschule, wo seine Buben den über alles geliebten Lehrer freudig erwarten. Es ist die schönste Zeit in Gregor Mendels Leben, es sind die Jahre, in denen er, erfüllt von Freude zu seinem Beruf und von seiner großen Idee, als heimlicher Kaiser durchs Leben geht.

1865: Elf Jahre später, an einem Februarabend wandert Gregor Mendel wieder dem gleichen Gebäude zu, diesmal mit Spannung und mit einigem Bangen. Vor seinen Freunden, den Mitgliedern des Naturforschenden Vereines, trägt er die Ergebnisse seiner zwölfjährigen Versuche vor — und erlebt die erste große Enttäuschung. Er wird nicht verstanden. Die Vorträge gehen vorüber, die Zuhörer auseinander und man spricht nicht mehr davon. Die hellere Sonne, die damals in England aufgegangen war, hatte Mendels bescheideneres Licht verdunkelt.

1884: Schwarz starrt der Klosterplatz von Menschenmassen. Die Glocken der Kirche klingen, es ordnet sich der Leichenzug. Man führt den Prälaten der Augustiner in die Gruft, der nach einem an Arbeit und Kämpfen reichen Leben in den ersten Jännertagen entschlafen ist. Die „Spitzen“ der Behörden schreiten hinter dem Sarg, sie wispern und tuscheln, denn der hohe Würdenträger, den sie begraben, war ein „Frondeur“ gewesen,

ein „Querulant“, der den „Spitzen“ genug zu schaffen gegeben hatte. In ganz Oesterreich war der starrköpfige Prälat bekannt und verrufen durch seinen unsinnigen Kampf gegen Regierung und Gesetz, den er zuletzt ganz allein geführt hatte, selbst von seinen Konventualen verlassen, denen im Lauf der Zeit der Kampf ums Recht zu kostspielig geworden war. Aber weit hinter den „Spitzen“ drängen sich die Scharen der Armen und hier kann man einen andern Nachruf hören. Hier preist man den guten Menschen, der Hunderten der einzige Wohltäter war und der es verstanden hatte, Almosen zu geben, ohne es merken zu lassen, daß es Almosen waren. Aber „Spitzen“ und Arme, alle die Hunderte, die hinter dem Sarge gehen — sie ahnen es nicht, daß sie einen Fürsten des Geistes begraben, daß vor lang vergessenen Jahren Gregor Mendel der Natur ein Geheimnis abgerungen hatte, das späteren Zeiten zur Offenbarung werden sollte.

**1910:** Denselben Klosterplatz füllen abermals Tausende von Menschen. Aber sein Name ist in Mendelplatz geändert worden, festlich flattern schwarzgelbe Flaggen, ein Marmordenkmal leuchtet in der Sonne und Forscher aller Nationen sind versammelt, um dem Genius Mendels zu huldigen. Die Bürger der Heimat stehen erstaunt. Allmählich erinnern sich Schüler an ihren Lehrer, Arme an ihren Wohltäter. Der verkannt gestorben war, wird gefeiert in Worten und Tönen, mit Kränzen und Fahnen — Auferstehung!

**1922:** Und wieder Feststimmung auf dem Mendelplatze. Und wieder drängen sich die Menschen und Fahnen flattern durch die Lüfte. Aber es sind andere Farben, andere Zeiten. Schreckliche Jahre des Hassens und Mordens sind vorüber gegangen seit jener Denkmalenthüllung, alte Staaten sind zerbrochen, neue aufgerichtet worden. Und noch immer ist die Menschheit zerrissen in Freunde und Feinde und die Wissenschaft, die versöhnen sollte, ist Anführerin in Haß und Streit geblieben. Aber Gregor Mendel, dessen hundertsten Geburtstag man heute feiert, hat das Wunder zustande gebracht, feindliche und freundliche Forschung in Ehrfurcht zu vereinigen. In deutschen und tschechischen, französischen und englischen Worten wird der stille Brünner Forscher gefeiert und seine Bedeutung für die moderne Wissenschaft gewürdigt. Und die Brünner Bürger sind nicht mehr erstaunt, auch im Lande ist Mendels Name heimisch geworden, die Kinder in den Schulen lernen von ihm und in Stadt und Land ist man stolz auf den großen Lands-

mann. Der Abend des Festtags aber vereinigt beide Nationen, die das Land bewohnen mit den Gästen aus der weiten Welt im Theater — Weiheklänge durchbrausen das Haus, Wagners und Smetanas herrliche Melodien schwingen sich in Eintracht auf zum Preise eines Großen, Wissenschaft und Kunst verbindet, und friedlich — wenn auch nur für Stunden — reichen sich feindliche Völker die Hände. —

Die Mendel-Jahrhundertfeier zu einer großen internationalen Zusammenkunft zu gestalten, schien angesichts der Situation in Welt und Wissenschaft ein Wagnis. Die internationalen Beziehungen der Gelehrten waren zum großen Teil zerstört, was nicht wundernehmen konnte in Anbetracht der Tatsache, daß gerade die Hochschulen, die Heimat der Wissenschaft, während des Krieges und nachher zu Pflanzstätten des wildesten Chauvinismus und die Hochschullehrer begeisterte Verkünder und Propheten des „right or wrong my country“ geworden waren. Aber gerade darum erschien die Aufgabe für diejenigen, die sich von der „Anoia“ der Zeit befreit hatten, umso dringender, die seltene Gelegenheit zur Ueberbrückung der Gegensätze zu benutzen und die zerrissenen Fäden der internationalen Beziehungen der Forschung von neuem knüpfen zu helfen.

In der Jahresversammlung der Deutschen Gesellschaft für Wissenschaft und Kunst in Brünn, die im Juni des Jahres 1921 abgehalten wurde, stellte der Schreiber dieser Zeilen den Antrag, in Gemeinschaft mit dem Naturforschenden Verein ein Lokalkomitee zu bilden, das für den Herbst 1922 eine große internationale Mendel-Jahrhundertfeier vorzubereiten hätte. Der Antrag wurde angenommen und von der Deutschen Gesellschaft die Herren Bretholz, Frenzel, Iltis und Patek, vom Naturforschenden Verein die Herren Donath, Leischner und Rzehak delegiert. Das Komitee wählte in einer bald darauf abgehaltenen Sitzung den Antragsteller Dr. Iltis zum Schriftführer und übertrug ihm die Durchführung der weiteren vorbereitenden Schritte, über die er in mehreren von Fall zu Fall abgehaltenen Sitzungen referierte. Ein kurzer Aufruf zum Beitritt in das große internationale Komitee wurde gedruckt und an mehr als 300 Adressen ins Inland und Ausland versendet. Eine große und weitläufige Korrespondenz begann, bei deren Besorgung dem Schriftführer seine Frau als Mitarbeiterin hilfreich zur Seite stand. — Da eine im wahren

Sinne des Wortes internationale Feier geplant war, wurde auch das Lokalkomitee erweitert und die Herren Absolon, Bařina und Podpěra zum Beitritt in das Komitee aufgefordert, auf deren Vorschlag noch von čechischer Seite die Herren Bayer, Kříženecký, Macků und Nabělek kooptiert wurden, so daß beide Nationen durch die gleiche Zahl von Mitgliedern vertreten waren. — Inzwischen liefen die ersten Antwortschreiben aus dem Ausland ein. Die meisten drückten freudige Genugtuung über die geplante Feier aus. Von vielen Seiten, namentlich aus dem valutastarken Ausland flossen Geldspenden ein. Unter den Forschern, die von allem Anfang an das Gelingen der Feier nicht nur durch Rat, sondern auch durch die Tat förderten, ist vor allem Prof. Lotsy (Velp, Holland) zu nennen, der die Beteiligung der holländischen Mendelisten organisierte, sodann Prof. S. Ikeno (Tokio), der nicht nur als einer der ersten einen wissenschaftlichen Beitrag zur Mendel-Festschrift übersandte, sondern auch in Japan Geldsammlungen einleitete, die in kurzer Zeit einen hohen Betrag ergaben. Der Schriftführer fand aber auch die tatkräftigste Unterstützung bei dem hervorragenden čechischen Vererbungsforscher Prof. Dr. V. Růžička und bei dem čechischen Mendelisten Dr. A. Brožek.

Da im September 1922 die Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Leipzig tagen und anschliessend an diese die zweite Jahresversammlung der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft in Wien stattfinden sollte, war es naheliegend, da Brünn auf dem Wege von Leipzig nach Wien gelegen ist, die Brünner Feier zwischen diese beiden Veranstaltungen einzuschieben. So war die Hoffnung berechtigt, daß durch die internationale Anziehungskraft der Heimat Gregor Mendels auch die internationale Beteiligung an der von den deutschen Forschern einberufenen Wiener Tagung eine stärkere sein werde und daß sich auf dieser Tagung die zum Teil zerstörten Beziehungen zwischen der deutschen und der fremden Forschung werden wieder anknüpfen lassen. Der Schriftführer trat also mit dem Sekretariat der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte einerseits, mit der Leitung der Vererbungsgesellschaft andererseits in Verbindung. Im Einvernehmen mit dem Präsidenten der Gesellschaft Prof. Dr. R. Wettstein und dem Sekretär Dr. H. Nachtsheim wurde Termin und Programm der Brünner Feier bestimmt.



Inzwischen war der Sommer 1922 gekommen. Wenn die Brünner Feier nicht auf den 22. Juli, den Geburtstag Gregor Mendels, verlegt worden war, so war außer den oben angeführten Gründen dafür auch die Ueberlegung ausschlaggebend, daß um diese Zeit, mitten in den Sommerferien, den meisten Forschern eine wissenschaftliche Feierlichkeit nicht gelegen kommen dürfte. Aber in der wissenschaftlichen und in der Tagespresse der ganzen Welt wurde an diesem Tage Gregor Mendels Name und Werk durch Festnummern und Festartikel verherrlicht und in zahlreichen kleineren, internen Feiern an vielen Orten der Gedenktag festlich begangen. — Auch im Augustinerkloster in Altbrunn veranstaltete der Konvent an diesem Tage eine intime Feier, an der sich eine große Zahl von Mendelverehrern aus Brunn beteiligte. — Kurze Zeit darauf fand eine Feier im Geburtsort Mendels, Heinzendorf in Schlesien, statt, bei der Mendels Neffe Dr. Alois Schindler (Zuckmantel) die Festrede hielt.

Inzwischen liefen immer neue Anmeldungen zum Beitritt in das große Komitee ein, die Prager Regierung sagte ihre Unterstützung zu und das Programm der Feier wurde festgelegt. Ende August wurden die vom internationalen Komitee unterfertigten Aufrufe gedruckt und versandt und zwar, um allen nationalen Schwierigkeiten zu begegnen, vollkommen gleichlautend in den vier Sprachen: deutsch, tschechisch, englisch und französisch. Sie hatten folgenden Wortlaut:

## Aufruf

### zur Feier des 100. Geburtstages Gregor Mendels.

**A**ls sich vor mehr als 10 Jahren ein internationales Komitee an die Freunde der Wissenschaft in der Heimat und im Auslan mit der Bitte wandte, die Errichtung eines Denkmals für den großen Naturforscher Gregor Mendel zu ermöglichen, fand es begeisterte Zustimmung und freigebige Hilfe. Im Jahre 1910 wurde, von Meister Charlemonts Hand geschaffen, in Anwesenheit von zahlreichen Vertretern der internationalen Wissenschaft das Mendel-Denkmal in Brunn enthüllt.

In den 12 Jahren, die seither verflossen sind, ist das Werk Mendels zur Basis der gesamten Vererbungslehre geworden. Kein Biologe seit Darwin hat in so tief eingreifender Weise die Grundanschauungen der Wissenschaft vom Leben beeinflußt wie der stille Brünner Forscher,

dessen Schrift durch mehr als 30 Jahre verschollen war. Aber die experimentelle Mendelforschung hat auch in der Praxis ungeahnte Erfolge errungen und Mendel-Institute, in denen Haustiere und Kulturpflanzen nach den Grundsätzen des Mendelismus gezüchtet werden, sind in allen Kulturländern gegründet worden.

Der 100. Geburtstag Gregor Mendels macht es der Heimat ebenso wie der internationalen Wissenschaft zur Ehrenpflicht, das Andenken des Forschers an der Stätte seines Wirkens festlich zu begehen. Im September dieses Jahres wird vor dem Denkmal Gregor Mendels eine internationale Feier und im Anschlusse daran eine Zusammenkunft der Mendelisten stattfinden. Durch eine würdige Festschrift soll das Andenken des Forschers geehrt werden. Die Unterzeichneten richten an alle Vertreter und Freunde der biologischen Wissenschaft die Einladung, an der Feier teilzunehmen und ihre festliche Begehung zu fördern und verwirklichen zu helfen.

### Das internationale Komitee:

**Absolon K., Dr., Brünn.**

**Akermann A., Dr., Svalöf, Schweden.**

**Babak E., Prof. Dr., Brünn, für die Česká akad. věd a umění.**

**Babcock E. B., Prof., University of California, Berkeley.**

**Baltzer F., Prof. Dr., Bern, Schweiz.**

**Bannier J. P., Dr., Utrecht, Holland.**

**Barina F. S., Prälat des Augustinerstiftes Altbrunn.**

**Bateson W., Prof. Dr., The Manor House, Surrey, England.**

**Baudiš, Dr., Brünn.**

**Bauer K. H., Dr., Göttingen.**

**Baur E., Prof. Dr., Berlin.**

**Bayer E., Prof. Dr., Brünn.**

**Bonnevie Kr., Prof. Dr., Christiania, Norwegen.**

**Bresslau, Prof. Dr., Frankfurt a. M.**

**Bretholz B., Prof. Dr., Brünn.**

**Brožek A., Dr., Prag, für den Přírodovědecký klub, Prag.**

**Chmelář Fr., Ing. Dr., Brünn.**

**Chodat R., Prof. Dr., Genf, Schweiz.**

**Correns K., Prof. Dr., Berlin-Dahlem.**

**Dahlgreen O., Dr., Upsala, Schweden.**

**Davenport Ch. B., Prof. Dr., Washington, U. S. A.**

**Domin K., Prof. Dr., Prag, für die nat. Fakultät der Karls-Universi-**

**tät, die Královská společnost nauk, die Česká bot. společnost, das Národní museum v Praze.**

**Donath E., Prof. Dr., Brünn, für die Deutsche Gesellschaft für Wissenschaft und Kunst.**

**Erdmann Rhoda, Dr., Privatdozentin, Berlin.**

**Ernst A., Prof. Dr., Zürich, Schweiz.**

**Federley H., Prof. Dr., Helsingfors, Finnland.**

**Fischer E., Prof. Dr., Freiburg.**

**Frenzel C., Prof. Dr., Brünn, für die Deutsche Gesellschaft für Wissenschaft und Kunst.**

**Freudl E., Prof. Ing., Prag, für die landwirtschaftl. Abt. d. Deutschen Technik.**

**Frimmel Fr., Dr., Eisgrub.**

**Fruwirth C., Prof. Dr., Waldhof-Amstetten.**

**Goebel K., Prof. Dr., München.**

**Goldschmidt R., Prof. Dr., Berlin-Dahlem.**

**Greger J., Dr., Prag, für die Deutsche Technische Hochschule.**

**Grobbe K., Prof. Dr., Wien.**

**Haecker V., Prof. Dr., Halle a/S.**

**Hagedoorn, Prof. Dr., Haarlem, Holland.**

**Heger H., Dr., Wien.**

**Heider K., Prof. Dr., Berlin.**

- Heinricher E., Prof. Dr., Innsbruck.  
 Heribert-Nilsson N., Dr., Stockholm, Schweden.  
 Herbst C., Prof. Dr., Heidelberg.  
 Hertwig R., Prof. Dr., München.  
 Hilgenreiner K., Prof. Dr., Prag, für die Deutsche Universität.  
 Holetz F., Dr., Aussig.  
 Honing J., Prof. Dr., Wageningen, Holland.  
 Ikeno S., Prof. Dr., Tokio, Japan.  
 Ittis H., Dr., Brünn, Sekretär des internationalen Komitees.  
 Jelinek J., Prof. Dr., Prag, für die Cech. Landwirtschaftl. Hochschule.  
 Joseph H., Prof. Dr., Wien.  
 Kaiser R., Dr., Pernitz, Österreich.  
 Kavina K., Dr., Prag, für die Cech. Landwirtschaftl. Hochschule.  
 Kleinhoude A., Dr., Utrecht, Holland.  
 Koernicke M., Prof. Dr., Bonn.  
 Kniep H., Prof. Dr., Würzburg.  
 Krasser F., Prof. Dr., Prag, für die Deutsche Technische Hochschule.  
 Kříženecký, Dr., Brünn.  
 Kuhn Ph., Prof. Dr., Dresden.  
 Kyas Otto, Ing., Brünn, Landwirtschaftl. Versuchsanstalt.  
 Leischner N., Primarius Dr., Brünn, für den Naturforschenden Verein.  
 Lindhard E., Tyshofte, Dänemark.  
 Löhner L., Prof. Dr., Graz.  
 Lotsy J. P., Prof. Dr., Velp, Holland.  
 Machnyik A., Komorn, Tschechoslowakei.  
 Macků J., Prof. Dr., Brünn, für den Pěstodověd. spolek.  
 Mohr O. L., Prof. Dr., Christiania, Norwegen.  
 Molisch H., Prof. Dr., Wien.  
 Muckermann H., Dr., Bonn.  
 Nachtsheim H., Dr., Berlin.  
 Němec B., Prof. Dr., Prag, für die Cech. Karls-Universität.  
 Nilsson-Ehle H., Prof. Dr., Lund, Schweden.  
 Oborny A., Direktor, Znaim, Kollege Mendels.  
 Ohara Institut, Kuraschiki, Japan.  
 Pax F., Prof. Dr., Breslau.  
 Pease M., Dr., Cambridge, England.  
 Pintner Th., Prof. Dr., Wien.  
 Podpěra J., Prof. Dr., Brünn.  
 Pösch Hella, Dr., Wien.  
 Prell H., Prof. Dr., Tübingen, Deutschland.  
 Przißram H., Prof. Dr., Wien.  
 Raum H., Prof. Dr., Weihenstephen, Deutschland.  
 Richter O., Prof. Dr., Brünn, für die Deutsche Technische Hochschule.  
 Roček, Prof. Dr., für die med. Fakultät der Masaryk-Universität.  
 Roemer, Prof. Dr., Halle a/S.  
 Ruppin A., Dr., Jerusalem, Palästina.  
 Ružická V., Prof. Dr., Prag.  
 Rzehak A., Prof., Brünn, für den Naturforschenden Verein.  
 Saunders M., Prof. Dr., Cambridge, England.  
 Schönfeld, Dr., Prag.  
 Schiemann E., Dr., Berlin, Deutschland.  
 Schindler A., Dr., Zuckmantel.  
 Schindler F., Dr., Botenwald.  
 Schindler Fr., Prof., Brünn, für die Deutsche Technische Hochschule.  
 Sekera E., Prof. Dr., Brünn, für die Tierärztliche Hochschule.  
 Shull G. H., Prof. Dr., Princeton, U. S. A.  
 Sirks M. J., Dr., Wageningen, Holland.  
 Sommer, Prof. Dr., Gießen.  
 Sperlich A., Prof. Dr., Innsbruck.  
 Studnička Fr., Prof. Dr., Brünn, für die med. Fakultät der Masaryk-Universität.  
 Šulz K., Prof. Dr., Brünn, für die Tierärztliche Hochschule.  
 Tammes Tine, Prof. Dr., Groningen, Holland.  
 Taufer J., Prof. Dr., Brünn, für die Cech. Landwirtschaftl. Hochschule.  
 Terho T., Dr., Helsingfors, Finnland.  
 Tjebbes K., Dr., Huizen, Holland.  
 Tschermak-Seysenegg A., Prof. Dr., Prag.  
 Tschermak-Seysenegg E., Prof. Dr., Wien, für die Hochschule für Bodenkultur.  
 Ulehla V., Prof. Dr., Brünn, für die nat. Fakultät der Masaryk-Universität.  
 Uhlenhuth E., Prof. Dr., New York, U. S. A.  
 Ulmanský, Prof. Dr., Agram, Südslawien.  
 Ullrich J., Neutitschein.



**Vejdovsky Fr.**, Prof. Dr., Prag.  
**Vierhapper Fr.**, Prof. Dr., Wien.  
**Waelsh E.**, Prof. Dr., Brünn, für  
 die Deutsche Technische Hoch-  
 schule.  
**Walther A. R.**, Prof. Dr., Hohen-  
 heim, Deutschland.  
**Wagner F.**, Prof. Dr., Prag, für die  
 Deutsche Universität.  
**Werbik F.**, Leoben.  
**Wettstein R.**, Prof. Dr., Wien, für  
 die Deutsche Universität.  
**Winkler H.**, Prof. Dr., Hamburg.

**Witschi E.**, Dr., Berlin-Dahlem,  
 Deutschland.  
**Wriedt Chr.**, Ski, Norwegen.  
**Yamaguchi Y.**, Dr., Tokio, Japan.  
**Zarnik B.**, Prof. Dr., Agram, Süd-  
 slawien, für die Universität.  
**Zavřel F.**, Prof. Dr., Brünn, für die  
 Masaryk-Akademie in Prag.  
**Zeleny Ch.**, Prof. Dr., Illinois, U.  
 S. A.  
**Zvoniček J.**, Prof. Ing., Brünn, für  
 die Čechische Technische Hoch-  
 schule.

Da ein großer Teil der ausländischen Gäste, namentlich die Reichsdeutschen, von der Leipziger Versammlung aus nach Brünn kommen wollten, bemühte sich der Schriftführer, beim Ministerium des Auswärtigen ein gebührenfreies Sammelvisum zu erwirken. Durch die Bewilligung dieses Visums wurde namentlich für den Besuch aus den valutaschwachen Ländern ein Hindernis aus dem Weg geräumt, wodurch das Ministerium des Auswärtigen einen dankenswerten Teil zum Gelingen der Feier beitrug. Inzwischen hatte sich ein vom Lokalkomitee eingesetztes Aktionskomitee, dessen Leitung der Schriftführer übernahm, um die unmittelbare Vorbereitung der Feier bemüht. Dem Lokalkomitee gehörten außer dem Schriftführer auch Frau Anni Iltis und die Herren Universitätsprofessor Dr. Podpěra, Dr. Nabělek, Dozent Dr. Kříženecký, die Herren Assistenten Dr. Hykeš, Dr. Suza, Dr. Tejrovsky und die Fachlehrer Stěpan und Thörösz an. Das definitive Programm der Feier wurde jetzt festgesetzt. Durch Aufrufe in der Zeitung und durch persönliche Intervention wurden für die Gäste Frei-quartiere besorgt. So groß war der Wetteifer der Gastfreundschaft unserer Brünnner Bevölkerung beider Nationen, daß die Zahl der Quartiere bald größer war als die der erwarteten Gäste. Ein Appell an die Gymnasiasten und Realschüler schuf eine hilfs-bereite Garde von Fremdenführern, welche unter der Leitung des Oktavaners Norbert Schulz am Vortage der Feier auf dem Bahnhofe Bereitschaft hielt und die sich den ankommenden Gästen zur Führung in das für jeden von ihnen vorbereitete Quartier, zur Besorgung des Gepäcks und auf Wunsch auch für die Besichtigung der Stadt zur Verfügung stellte. Es war eine Freude, unsere hilfsbereite Jugend mit den weiß-roten Arm-schleifen zu sehen, wie sie einträchtig, Deutsche und Čechen, den Ehrentag ihrer gemeinsamen Heimat durch gemeinsame

Arbeit mitfeiern halfen. Und die meisten unserer internationalen Gäste gaben ihrer Freude über die liebenswürdige Hilfsbereitschaft der Brünner Jugend lebhaften Ausdruck.

Die meisten Gäste trafen am Nachmittag und am Abend des 22. Septembers in Brunn ein. Am Nachmittag demonstrierte der Schriftführer einer Anzahl der fremden Gäste die in seinem Besitz, bzw. in seiner Verwahrung befindlichen Mendeliana, vom Taufschein und von den Schulzeugnissen an bis zur Einwilligung der Eltern zur Standeswahl und zu den Dokumenten über die theologischen Studien und über die Priesterweihe. Er zeigte weiter die eigenhändige Selbstbiographie, die Dokumente über die verunglückte Lehramtsprüfung, die Vorlesungsverzeichnisse aus der Wiener Hochschulzeit und die Akten des Kampfes gegen die Regierung in der Angelegenheit der Klostersteuer, der ihm seine letzten Lebensjahre verbitterte.

Um 8 Uhr abends fanden sich Gäste und Gastgeber im großen Saale des Grand Hotels zu einem Begrüßungsabend zusammen. Ein großer Teil der Gäste — zirka 40 — traf erst mit dem Nachtzug aus Leipzig ein. Es war das die unter Führung Dr. Nachtsheims auf Grund des Sammelvisums gemeinsam von der Tagung deutscher Naturforscher und Aerzte kommende Abteilung. Bald hatten sich zwanglose Gruppen gebildet, literarische Beziehungen führten zu persönlicher Annäherung, Forscher, die miteinander wissenschaftlich längst verkehrt hatten, lernten einander zum ersten Mal persönlich kennen. Fast alle Sprachen Europas erklangen in den festlich geschmückten Räumen, die wohl noch nie soviel Gelehrte von Rang beisammen gesehen hatten. Aber nicht nur aus Europa, auch aus Asien waren Gäste nach Brunn gekommen. In der Person des Delegierten des Ohara-Institutes Dr. Yamaguchi hatte auch das freigebige Japan seinen Vertreter entsendet, Indien war durch die charakteristische Erscheinung des Herrn Prof. Dr. Sabnis (Bombay) vertreten und auch das junge Staatswesen von Palästina hatte in Dr. Ruppini einen Abgesandten. Von fremden Gästen waren ferner aus Schweden Prof. Dr. Nilsson-Ehle (Lund) und seine Gemahlin gekommen, aus Norwegen Prof. Dr. O. L. Mohr und Frau Mohr (Kristiania), Herr Staatskonsulent Wriedt (Ski) und Herr Gerd Bonnier mit Gemahlin, aus Holland eine besonders stattliche Zahl, nämlich Frau Prof. Dr. Tine Tammes (Groningen), Herr Dr. Hagedoorn (Haarlem), die Herren Prof. Dr. Honing und

Dr. Sirks (Wageningen), Dr. Tjebbes (Huizen), Dr. Bannier und Fräulein Kleinhoude (Utrecht), aus England in Vertretung Prof. Batesons Herr Dr. Michael Pease (Cambridge), aus der Schweiz Herr Prof. Dr. Chodat (Genf) mit seinem Sohne und Herr Prof. Dr. A. Ernst (Zürich), aus Südslavien Prof. Dr. Zarnik (Agram), aus Finnland Prof. Dr. Federley (Helsingfors) und Dr. Terho, aus Polen Dr. Olbrycht (Posen).

Die größte Zahl unserer Gäste aber war, trotz der Valutaschwierigkeiten, aus Deutschland und Oesterreich gekommen. Außer dem Präsidenten der deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft Prof. Dr. Wettstein und ihrem Sekretär Dr. H. Nachtsheim waren zur Feier erschienen Prof. Dr. E. Tschermak (Wien), einer der Wiederentdecker Mendels, Herr Prof. Dr. E. Baur und Gemahlin (Berlin). Prof. Dr. K. H. Bauer (Göttingen), Frau Dr. Rhoda Erdmann, Prof. Dr. R. Goldschmidt, Dr. Jollos, Frl. Dr. Schiemann (Berlin), dann der allverehrte Nestor der Vererbungsforschung, Geheimrat Prof. Dr. R. Hertwig (München), Prof. Dr. Kniep (Würzburg), Prof. Dr. Boas und Dr. Raum (Weihenstephan), Prof. Dr. O. Renner (Jena), Prof. Dr. Walther (Hohenheim), Prof. Dr. Lehmann (Tübingen), Prof. Dr. Kronacher (Hannover), die Herren Dr. Fischer, Dr. Schussnig, Dr. Zimmermann und Frl. Dr. Winter (Wien). — Von Gästen, die aus anderen Orten der tschechoslovakischen Republik gekommen waren, sei vor allem der Vertreter des Präsidenten der Republik Prof. Dr. B. Němec (Prag) genannt, dann die Herren Professoren Dr. Babak, Brožek, Cori, Domin, Greger, Kavina, Marek, Schäferna, A. Tschermak und Wagner aus Prag, weiter Prof. Dr. Freudl aus Tetschen-Liebwerd, Dr. Japp und Oberforstrat Krätzl (Olmütz), Prof. Kranich (Mähr.-Ostrau), Prof. Dr. Machnyk (Komorn), Dr. Frimmel (Eisgrub) u. a. Von Mendels Angehörigen waren seine beiden Neffen Dr. Alois Schindler (Zuckmantel) mit seinen Söhnen und Dr. Ferdinand Schindler (Botenwald) erschienen, ferner eine Deputation von Landsleuten aus Mendels Geburtsort Heinzendorf unter Führung ihres Bürgermeisters Alois Ordelt. Selbstverständlich waren eine große Zahl von Brünnern Forschern und Freunden der Forschung gekommen, um an der Begrüßung der Gäste teilzunehmen, so als Vertreter der Deutschen Gesellschaft für Wissenschaft und Kunst außer dem Schriftführer die Professoren Donath und Frenzel, für den Naturforschenden Verein die Herren Professor A. Rzehak und

Primarius Dr. Leischner, für die Čechische Masaryk-Universität Rektor Prof. Dr. Vondrák und Prof. Dr. Šimek, ferner die Professoren Dr. Podpěra, Zavřel u. a., für die Deutsche Technische Hochschule Rektor Prof. Bayer und die Professoren Waelsch und Richter, für die Čechische Technik Rektor Ing. Zvoníček, für die Čechische Hochschule für Bodenkultur Rektor Prof. Dr. Taufer, weiter die Professoren Dr. Völker, Dr. Novák, Dr. Studnička, Dr. Nabělek, die Doktoren Absolon, Chmelař, Kříženecký, Tejrovsky, Hykeš, Suza, dann für die deutsche Presse Redakteur Dr. M. Feith, für die čechische die Herren Redakteure Skraňák und Prof. Vašek.

Der Abend wurde durch eine Ansprache des Seniors der Brünnner Naturforscher Obermedizinalrat Dr. Fleischer eröffnet, der in čechischer und deutscher Sprache die Gäste begrüßte. Bald begann eine rege und allgemeine Unterhaltung. Im Nebenzimmer wurde die Kanzlei eröffnet und Anmeldungen für das Festmahl, die Festvorstellung im Theater und für den Autoausflug in den Mährischen Karst entgegengenommen. Sämtliche Veranstaltungen waren für die Gäste unentgeltlich. Durch das Entgegenkommen des Ministeriums für Schulwesen und Volkskultur, welches die Jahrhundertfeier reichlich subventioniert hatte, durch eine kleinere Subvention des mährischen Landesausschusses, sowie durch die aus internationalen Sammlungen eingelaufenen Beträge wurde es ermöglicht, nicht nur die großen Kosten der Veranstaltungen ohne Defizit zu decken, sondern auch noch fast den gesamten Betrag der Spenden für den Druck des Mendelfestbandes zu erübrigen.

Spät am Abend löste sich die animierte Versammlung auf und die Gäste wurden von ihren Gastgeber in die Quartiere geleitet.

Sonntag, der 23. September, der Tag der Feier, schien ein schöner, warmer Herbsttag werden zu wollen. Um 9 Uhr morgens hatten sich bereits weit über hundert Festgäste im Augustinerstift eingefunden. Der Prälat und die Konventualen machten die Honneurs. In mehreren Gruppen wurden die Fremden und die Einheimischen, von denen die meisten gleichfalls zum erstenmal die schönen Räume des Altbrünner Stiftes kennen lernten, durch die hallenden Klostergänge in die Prälatenwohnung geführt, in der Gregor Mendel mehr als fünfzehn Jahre seines Lebens verbracht hatte. Mancher von den Gästen, der sich Mendels Heim als eine bescheidene Klosterklausur vorgestellt hatte, mag erstaunt

aufgeblickt haben, als man ihn in prächtige, parkettierte Säle führte, an deren Wänden wertvolle Gemälde prangen und die mit kostbaren und prunkvollen Möbeln und Teppichen geschmückt sind. In einem der Zimmer sind die Porträts der Prälaten aufgehängt. Das Prälatenbild Gregor Mendels, das manche der Gäste aus der Veröffentlichung in den „Genetics“ kannten, ist darunter. Mendel sitzt, würdig-streng blickend, hinter ihm lehnt die Inful, auf dem Tische ruht die Bischofsmütze (Titelbild). Ehrfürchtig und voll Andacht betreten wir dann den einfachen Raum, in dem Gregor



Hof des Altbrünner Klosters.

Mendel in den ersten Jännertagen des Jahres 1884 entschlummerte. Dann geht es wieder über Gänge und Treppen hinab zu dem kleinen Versuchsgärtchen, dem klassischen Boden, auf dem Gregor Mendel seine Erbsen zog, die ihm Antwort gaben auf die großen Fragen, die er ihnen stellte. Hier erleben wir die erste kleinere, aber stimmungsvolle Mendelfeier. Ein Gedenkstein wird enthüllt, an dem eine Plakette von Bildhauer Šaff befestigt werden soll. Der Prälat spricht einige Worte, die Anwesenden entblößen das Haupt vor dem genius loci und verbringen einige andächtige Sekunden. Dann geht es durch die herbstbunten Gärten hinauf zum weinlaubumrankten Bienenstand Mendels, an fruchtbeladenen Bäumen vorbei, von denen noch manchen Mendels Hand gepflanzt oder veredelt



hat, und dann wieder hinunter zum menschenerfüllten, fahnenbunten Mendelplatz. Von der Gemeinde Brünn war die Ausschmückung des Platzes durchgeführt worden. Auf hohen Masten wehen weiß-rote Flaggen, das weiße Marmordenkmal, das Meister Charlemont geschaffen, leuchtet aus dunklem Grün. Die Schüler der Mittelschulen Brünns erfüllen den weiten Platz vor dem Standbild und die Ehrengäste nehmen ihre Plätze auf den Tribünen ein, die von der Gemeinde rechts vom Denkmal aufgebaut worden waren.

Eine große Zahl von Körperschaften und Gesellschaften haben offizielle Vertreter zur Feierlichkeit entsendet. Es sind

vertreten der Präsident der Republik und der Minister für Schulwesen und Volkskultur durch Rektor Prof. Dr. B. Němec, die Královská společnost nauk, das Národní museum und die Česká botan. společnost durch Prof. Dr. K. Domin, die Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften (Berlin) durch Prof. R. Goldschmidt, das Ohara-Institut (Kuraschiki, Japan) durch Dr. S. Yamaguchi, die Carnegie-Institution (Washington) durch Prof. Dr. Ch. B.



Mendel-Plakette von Šaff.

Davenport, die Prager deutsche Universität durch die Professoren Dr. A. Tschermak und Dr. F. Wagner, die naturwissenschaftliche Fakultät der Prager tschechischen Universität durch Prof. Dr. Domin, die Wiener Universität durch Prof. Dr. R. Wettstein, die Agramer Universität durch Prof. Dr. R. Zarnik, die Wiener Hochschule für Bodenkultur durch Prof. Dr. E. Tschermak, die Prager Hochschule für Bodenkultur durch Prof. Dr. Jelinek und Dr. Kavina, die Hochschule für Bodenkultur in Tetschen-Liebwerd durch Prof. Dr. E. Freudl, die Prager deutsche Technische Hochschule durch Dr. J. Greger, die Masaryková Akademie práce durch Prof. Dr. F. Zavřel, die Prager Hydrobiologische Versuchsanstalt durch Prof. Dr. K. Schäferna, der Přírodovědecký klub in Prag durch Dr. A. Brožek, die Masaryk-Universität in Brünn durch den Rektor Prof. Dr. Vondrák und die Professoren Dr. Roček, Dr. Šimek, Dr. Studnička und

Dr. Zavřel, die Deutsche Technische Hochschule in Brünn durch die Professoren Dr. Richter, Dr. Schindler und Dr. Waelsch, die Čechische Technische Hochschule in Brünn durch den Rektor Prof. Ing. J. Zvoníček und den Prorektor V. Novák, die Čechische Hochschule für Bodenkultur in Brünn durch Rektor Prof. Dr. J. Taufer und Dr. O. Vodrážka, die Čechische Tierärztliche Hochschule in Brünn durch Prof. Dr. Sekera, die landwirtschaftliche Versuchsanstalt in Brünn durch Direktor Dr. Chmelař, der Naturforschende Verein in Brünn durch Prim. Dr. Leischner und Prof. A. Rzehak, der Přírodovědecký spolek in Brünn durch Prof. Dr. J. Macků, die Deutsche Gesellschaft für Wissenschaft und Kunst durch Prof. Dr. C. Frenzel, Prof. Dr. Donath und den Schriftführer, der Mährische Landesausschuß durch Landeshauptmannstellvertreter Dr. Pluhař und Landesausschußbeisitzer Špera, die Gemeinde Brünn durch Bürgermeister Dr. Macků und die Bürgermeisterstellvertreter Máša und Katschinka, der Mährische Landeskulturrat durch Ing. Sladký, der deutsche Ingenieurverein durch Prof. Dr. Lissner, der deutschmährische Imkerbund durch Dr. Kopetzky und Ob.-Rev. Zadinek, der Brüner deutsche Lehrerverein durch den Obmann Tschek, der Lehrerklub für Naturkunde durch Fachlehrer Zdobnitzky, die Moravská župa lékařů českých durch Prof. Dr. Vanýsek und Dr. Bartoníček, die Moravská Uranie durch Dr. Pospíšil u. a.

Den Fuß des Sockels bedecken die Kränze, die Heimat und Ausland huldigend niedergelegt hatten. Die einen sind mit den norwegischen, andere mit den englischen Nationalfarben geschmückt. Da ist ein Kranz von Professor Johannsen aus Kopenhagen, da einer von der Agrarmer Universität, hier Kränze der großen deutschen biologischen Vereine und solche der heimischen Hochschulen beider Nationen, der Realschule, an der Mendel Lehrer gewesen, seiner Landsleute aus Heinzendorf und noch viele andere grüne und blühende Zeichen der Verehrung aus der Heimat und aus der Fremde.

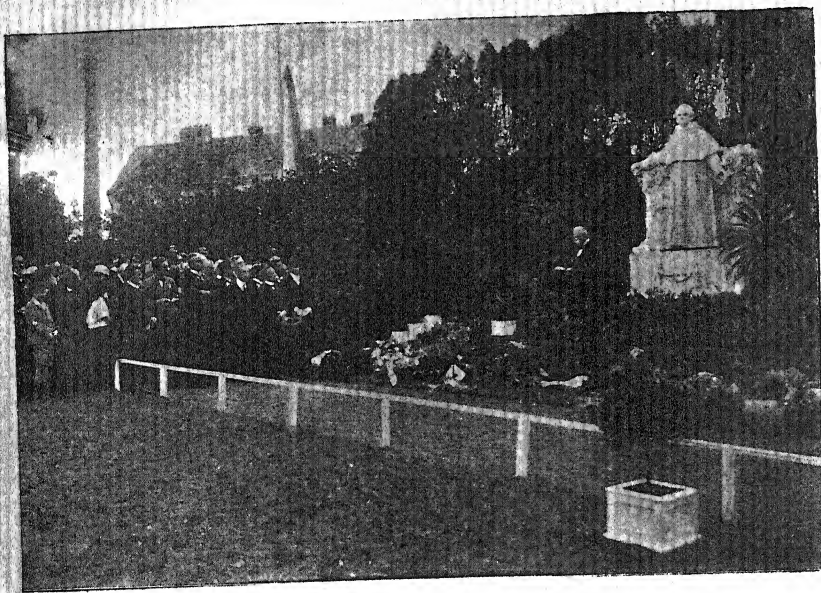
Feierlich eröffnen die Fanfarenklänge aus Smetanas Oper „Libuša“ die Huldigung. Prof. Rzehak tritt als erster auf die Rednerbühne und begrüßt im Auftrage der Vereine, von denen der Gedanke der Feier ausging, im Namen der Deutschen Gesellschaft für Wissenschaft und Kunst und im Namen des Naturforschenden Vereines die aus nah und fern erschienenen Gäste. „Ich komme diesem Auftrage umso lieber nach“, sagte er, „als es



mir vergönnt war, zwei Jahre hindurch zu Füßen des großen Naturforschers, den wir heute feiern, als sein Schüler zu sitzen.“ Er preist im weitem die völkerverbindende Kraft der Wissenschaft, die hier vor Mendels Denkmal einen Triumph feiert. „Auch Ideen und wissenschaftliche Anschauungen“, so schloss er, „vererben sich von Geschlecht zu Geschlecht. Möge bei den Veränderungen, die sie naturgemäß dabei erleiden, der hier so feierlich bekundete Geist der Brüderlichkeit unter den Vertretern der Wissenschaft stets — um mit Mendel zu reden — die Dominante bleiben!“ — Nun trat der Rektor der Prager Čechischen Universität, Prof. Dr. B. Němec, vor das Denkmal und begrüßte die Versammlung in čechischer Sprache im Namen des Präsidenten der čechoslovakischen Republik und im Namen des Ministerium für Schulwesen und Volkskultur. Er verwies auf die Bedeutung der Lehre Mendels für die Erkenntnis der Wichtigkeit der ererbten Anlagen und in Konsequenz für die Gesundung der Völker und der Menschheit. „Vor vielen Jahren“, so setzte er dann in deutscher Sprache fort, „hat der deutsche Dichter Novalis geschrieben: „Wir tragen die Lasten unserer Väter wie wir ihr Gutes empfangen haben und so leben die Menschen in der Tat in der ganzen Vergangenheit und Zukunft nicht weniger als in der Gegenwart.“ In Vorahnung unserer heutigen Anschauungen ist sich der Dichter der schweren Wichtigkeit und Beständigkeit unserer Erbanlagen bewußt geworden. Wir tragen die Lasten unserer Väter und es erwächst der Wissenschaft die große Aufgabe, diese Lasten tragbar zu machen oder die künftigen Generationen von ihnen zu befreien. Wir haben das Gute unserer Väter empfangen und es erwächst der Mendelschen Wissenschaft die heilige Pflicht, das Gute für die Zukunft zu bewahren und zu vermehren. Aber wenn wir ohne unser Zutun Vergangenheit und Zukunft in uns vereinigen, wenn wir an unserer Eigenart nicht schuld sind, sollte nicht aus dieser Erkenntnis eine tiefbegründete Toleranz für alle die individuellen, nationalen und Rasseigenschaften erwachsen, wenn wir uns der Mannigfaltigkeit in der Natur erfreuen, wenn es uns freut, daß jeder Vogel seine Weise singt, wenn uns die tausendfältige Mannigfaltigkeit der Blumen erfreut? Sollten wir nicht auch eine Freude an der Mannigfaltigkeit der Menschen, ihres Charakters, Ausdrucks und ihrer Sprache gewinnen? Richtig angewandt, könnte der Mendelismus in der Menschheit wenigstens zu einem „tolerari posse“ führen

und vielleicht, obzwar das vielleicht nur eine eitle Idee ist, zur wirklichen Humanität und zum wahren Frieden.“ Mit einigen Worten des Wilkommens, die er in englischer Sprache an die Versammlung richtete, schloß der Rektor seine formvollendete Rede. — Im Namen der deutschen Wissenschaft und der deutschen biologischen Vereinigungen sprach sodann Prof. Dr. Erwin Baur (Berlin) und würdigte Mendels Entdeckung in ihrer Bedeutung für Theorie und Praxis: „Vier Jahrzehnte lang sind Mendels Entdeckungen unbeachtet geblieben. Vier Jahrzehnte war er seinen Zeitgenossen voraus. Und als dann die Zeit für ihn reif geworden war, seine Entdeckungen wieder neu aufgefunden wurden, da dauerte es ein weiteres Jahrzehnt, bis die Biologen begannen, die Tragweite seiner Entdeckungen in ihrer ganzen Größe zu erkennen. Als wir dann dieses Denkmal enthüllten — es war im Jahre 1910 — da war dieses Erkenntnis noch nicht allgemein und wir hatten viel mit Vorurteilen zu kämpfen. Seither ist wieder ein Jahrzehnt verflossen, ein Jahrzehnt voll Elend und Tränen, aber auch reicher wissenschaftlicher Arbeit und heute sind die Biologen der ganzen Welt darüber einig, daß Gregor Mendel wirklich der große, bahnbrechende Forscher war, als den zunächst ein kleiner Kreis ihn erkannt hatte. Heute steht der Ausbau der Mendelschen Forschungen im Zentrum der gesamten biologischen Forschung und wir können es heute ruhig aussprechen, daß keine andere Arbeitsweise uns so nahe an die Lösung der tiefsten Probleme des Lebens heranführen wird. Mendels Entdeckungen sind nicht nur bahnbrechend gewesen für die theoretische Forschung, sie sind auch von grundlegender Wichtigkeit für die Praxis der Pflanzen- und Tierzüchter, für die Medizin, für die Bevölkerungspolitik und für die Rassenhygiene. Hierdurch ist Mendel zu einem Wohltäter der ganzen Menschheit geworden.“ Mit Stolz weist Baur in seinen Schlußworten darauf hin, daß Mendel ein Deutscher war und der deutschen Wissenschaft und dem deutschen Namen Ehre und Ruhm gebracht habe. — Als vierter Redner hielt Prof. Dr. R. Chodat, der Genfer Biologe, seine Festrede in französischer Sprache. In tiefgründiger Weise analysierte er die Methode und die Resultate Mendels, der als erster in seiner Wissenschaft das quantitative Messen begründet hat, während seine Vorgänger sich in den qualitativen Methoden erschöpften. Diese neue quantitative, analytische Methode war es, die allen seinen Zeitgenossen so fremdartig erscheinen mußte, und

die es bewirkte, daß selbst so scharfsinnige und großzügige Gelehrte, wie der Zürcher Carl Nägeli seine Bedeutung nicht erfassen konnten. Mendel hat das Bild der Art in ein Mosaik von Merkmalen aufgelöst und durch diese Geistestat ebenso für die moderne atomistische Auffassung der Vererbungslehre wie für die von de Vries begründete Lehre von den Mutationen die theoretische Grundlage geschaffen. Die moderne Biologie, die auf den Bahnen weiterschreitet, die Mendel ihr gewiesen, neigt sich in



Prof. Dr. Chodat (Genf) spricht bei der Mendelfeier.

Dankbarkeit ihrem großen Pfadfinder. — Im Namen der angelsächsischen Wissenschaft hielt sodann Dr. M. Pease (Cambridge) eine kurze, schwungvolle englische Ansprache, der zuerst der Versammlung die Grüße des Führers der englischen Mendelisten W. Bateson überbrachte und sodann die gewaltigen Fortschritte auf dem Gebiete der Pflanzen- und Tierzüchtung und der Lehre von der Veredlung der menschlichen Rasse, der Eugenik, hervorhob, die der durch Gregor Mendels Lehren begründeten Wissenschaft, dem Mendelismus, zu danken sind. — Im Namen der tschechischen Biologen kam sodann der Physiologe Prof. Dr. Babak zum Worte und feierte in tschechischer Sprache die Verdienste Mendels um

die Biologie. — Für das lokale und internationale Komitee sprach sodann der Schriftführer Dr. Iltis, der, nachdem das Werk gefeiert worden war, einiges zum Ruhme des Menschen Gregor Mendel sagte. Er schildert in kurzen Worten sein in Arbeit und Kampf verbrachtes Leben, seine harte Jugendzeit, die ihn zwang, in einen Stand zu treten, der ihn von den bitteren Nahrungssorgen befreite. „Aber obwohl er durch die Umstände gezwungen, nicht aus innerer Neigung Priester geworden war, hat er doch seinen Stand in der idealsten Weise aufgefaßt. Hunderte von Armen konnten sich seiner Wohltaten freuen. Er war ein Geistlicher, aber kein Klerikaler. Den freien Blick, die Unbefangenheit der Forschung hat er sich stets zu wahren gewußt.

Er war ein Deutscher, aber kein Chauvinist. Zur Zeit, als Mendel da drüben wirkte, war das Altbrünner Stift ein geistiges Zentrum der Stadt, ja des ganzen Landes. Neben genialen Deutschen, wie Mendel und dem Goetheforscher Bratranek, wirkten nicht minder hervorragende Čechen, wie der Philosoph und spätere Freidenker Klácel und der Musiker Křižkowský. In edlem Wettstreit der Kulturen waren sie damals, Deutsche und Čechen, vereint.

Auch uns alle, die wir gekommen sind, Gregor Mendels Andenken zu ehren, hat heute hier die Wissenschaft vereint. Unter dem Hauch des ewigen Genius schweigt der zeitliche Streit. Wir werden heute abend das selten schöne Schauspiel erleben, daß die beiden Nationen, die dieses Land bewohnen, durch Aufführung ihrer größten Kunstwerke gemeinsam dem Genie Mendels huldigen werden. Wie hier die Wissenschaft, wird dort die Kunst als große Versöhnerin die Hände der Völker ineinander legen. Und wenn das edle Marmorbild vor uns zum Leben erwachte, wenn Gregor Mendel heute bei uns weilte, ich glaube, er würde es als höchste Ehrung, als köstlichste Frucht seines Werkes ansehen, daß es die Völker dieser Erde, wenn auch durch Tage nur und Stunden über die wüsten Niederungen des nationalen Streites und Haders emporhebt in die reinen Höhen der Menschlichkeit, der Humanität. Dem Genius, der dieses Werk vollbracht, neigen wir uns heute, wir danken ihm und der internationalen, völkerverbindenden Wissenschaft!“

Die letzte Ansprache hielt wieder in čechischer Sprache Prof. Dr. Macků, der die Gäste im Namen der Stadt begrüßte,



in der der große Naturforscher Gregor Mendel gelebt und gewirkt hat. Der unermüdliche Drang nach der Wahrheit, der Gregor Mendel auf seinem Weg geleitete, möge, so wünscht der Bürgermeister, den Bürgern unserer Stadt zum Vorbild sein, da nur ein Gemeinwesen, das auf der Wahrheit aufgebaut sei, blühen und gedeihen könne. — Leider hatte der Wettergott das Versprechen, das der lachende Morgen zu geben schien, nicht gehalten. Schon während der Rede des Schriftführers waren schwere Wolken herangezogen; ein großer Teil der Worte des Bürgermeisters ging in einem plötzlich einsetzenden Platzregen unter, der die festlich gekleidete Menge erschreckte und den dichtgefüllten Mendelplatz in wenigen Minuten von Menschen reinfegte. Aber trotz dieses kleinen Mißgeschicks war die Feier erhebend und würdig verlaufen, und hatte den tröstlichen Beweis erbracht, daß der traurige Weg, den der große österreichische Dichter der Menschheit prophezeit hat „Von der Humanität durch die Nationalität zur Bestialität“, auch umgekehrt gegangen werden kann. —

— Um ein Uhr hatten sich die Gäste und die Gastgeber zum Festmahle im großen Saal des Grand Hotels versammelt. Es waren an 200 Gedecke aufgelegt, darunter mehr als 100 für die fremden Gäste. Die städtische Gärtnerei hatte Saal und Tische festlich geschmückt, eine Kapelle von Künstlern des tschechischen Theaterorchesters besorgte die Tafelmusik, um Küche und Keller hatte sich Herr Schuster, der Wirt vom Grand Hotel, eifrig bemüht. — Aus der ganzen Welt, von vielen Universitäten und wissenschaftlichen Gesellschaften waren Gratulationsschreiben und Telegramme gesandt worden, die vor Beginn des Festmahls zirkulierten. So war aus Schweden das Telegramm eingelaufen: „In tiefer Verehrung für Gregor Mendels Forschung und in Würdigung ihrer segensbringenden Bedeutung sowohl für die Wissenschaft als für die praktische Pflanzenzüchtung senden wir unsern dankbaren Gruß zum Ehrentage, Hjalmar Nilson, Tedin, Sylven, Akermann.“ Aus Rußland kam ein Brief von Prof. Dr. Rimsky-Korsakov (Petrograd), in dem es hieß: „Wie überall, so auch in unserm Vaterlande ist der Name Gregor Mendel ein Symbol des wissenschaftlichen Gedankens und des fruchtbaren Erreichens auf dem großen Gebiete der Vererbungs-forschung. Hoffen wir, daß der Weg eines wahren Internationalismus in Zukunft auch russische Forscher zur Einigung mit der übrigen Gelehrtenwelt führen wird.“ — Und im Auftrage der

Berliner Universität schreibt der führende Vererbungsforscher Prof. Dr. C. Correns nach einigen begrüßenden Worten: „Den größten Fortschritt, den die Vererbungslehre im letzten Jahrhundert gemacht hat — und einen der größten in der Biologie überhaupt — verdanken wir Gregor Mendel. Noch stehen wir erst im Anfang der Entwicklung, zu der er den Anstoß gab. Wie wird sich die Vererbungslehre nach weiteren hundert Jahren ausnehmen? Wie schade, daß keiner von uns die Feier des zweihundertsten Geburtstages Gregor Mendels erleben wird! Aber eines können wir jetzt schon sicher sagen, das Fundament, das Mendel zu dem Neubau gelegt hat, an dem wir arbeiten, wird auch nach hundert Jahren so festgefügt bestehen, wie es uns heute vor Augen steht!“

Den Reigen der Ansprachen eröffnete Prof. Dr. Domin (Prag), der, in tschechischer Sprache beginnend und englisch fortfahrend, die Anwesenden auf dem Boden der tschechoslovakischen Republik begrüßte und sein Bedauern darüber aussprach, daß die russischen Gelehrten durch die Kriegsverhältnisse verhindert seien, an dem Feste teilzunehmen. Er gab der Hoffnung Ausdruck, daß eine künftige Mendelfeier alle Nationen in Freundschaft vereinigen werde. — In eindrucksvoller Rede sprach sodann Prof. Dr. R. Wettstein (Wien) im Namen der deutschen Gelehrten. Er gab seiner Freude darüber Ausdruck, daß die Brünnener Mendelfeier den deutschen Biologen zum erstenmal Gelegenheit gebe, die internationalen Beziehungen, die der Krieg zum Teil zerstört hatte, wieder aufzunehmen. Wenn die Bereitschaft zur Zusammenarbeit in der Welt da sei, wenn man den deutschen Forschern die Hand entgegenstrecke, dann werden sie sie freudig annehmen, in der Ueberzeugung, daß der wissenschaftliche Fortschritt heutzutage mehr als jemals durch den internationalen Zusammenschluß gefördert werden könne. Er gibt der Hoffnung Ausdruck, daß auf die düstern Zeiten, die wir erlebten, hellere, menschlichere folgen werden und daß die Brünnener Tagung dazu einen Auftakt bilden möge. — Als nächster Redner nimmt sodann der erst unmittelbar vor der Feier angelangte hervorragende amerikanische Mendelist und Direktor der Carnegie-Institution Ch. B. Davenport das Wort, der die Grüße Amerikas überbrachte, als desjenigen Landes, in welchem Mendels Lehre den fruchtbarsten Boden und gerade in den letzten Jahren die weitgehendste Aus-

gestaltung gefunden hat. Die große Zahl von Mendelinstituten, Züchtungsfarmen und eugenetischen Aemtern, die in Amerika entstanden sind, beweisen mehr als Worte die Beeinflussung der amerikanischen Wissenschaft durch das Werk des stillen Brünner Forschers. — Im Namen der Deutschen Technik machte sodann Herr Rektor Prof. Arch. Bayer Mitteilung von den Forschungen Prof. Dr. Oswald Richters, dem es gelungen sei, im Kloster ein von Mendels Hand geschriebenes Goethezitat zu finden, sowie festzustellen, daß Mendel für seine Supplimententätigkeit an der technischen Lehranstalt eine Remuneration von 25 Gulden C. M. erhalten habe. — Nachdem Prof. Dr. Donath für die Deutsche Gesellschaft für Wissenschaft und Kunst, in deren Kreise die Anregung zur Mendelfeier gegeben worden war, die Anwesenden begrüßt hatte, nahm der allverehrte Nestor der Versammlung, Geheimrat Prof. Dr. R. Hertwig (München) das Wort, um im Namen der Gäste dem Festkomitee, vor allem dem Sekretär und seiner Gemahlin, für die so schön vorbereitete Feier den herzlichsten Dank zu sagen. Das liebenswürdige Entgegenkommen, das die Gäste in Brünn gefunden haben, werde ihnen die Brünner Tage dauernd in angenehmer Erinnerung halten.

Um  $\frac{1}{2}$  3 Uhr war das Festmahl zu Ende. Der größte Teil der Gäste begab sich in das Kunstgewerbe-Museum, wo im großen Saale Prof. Dr. E. Tschermak (Wien), und Dozent Dr. A. Brožek (Prag) über die Resultate ihrer mendelistischen Forschungen vortrugen. Prof. Dr. Tschermak gab zuerst in klaren Worten und durch anschauliche Lichtbilder dem zum Teil aus Laien bestehenden Publikum einen Begriff von den theoretischen Grundlagen des Mendelismus, von der modernen Faktorentheorie. Anschließend an die theoretische Erörterung gab er einen Ausschnitt aus den Ergebnissen seiner Züchtungen von Getreidesorten, von denen ein Teil auch in Mähren durchgeführt wurde. Sodann führte er an der Hand von Lichtbildern die auf Mendelschen Prinzipien beruhenden Blumen-, namentlich Primelzüchtungen vor, die im Mendelianum zu Eisgrub, also gleichfalls in Mendels Heimatland, erzielt wurden. Zum Schlusse wies er auf die mannigfaltigen praktischen Resultate der Mendelzüchtung hin, der es gelungen ist, von Getreidearten und Hülsenfrüchten neue, widerstandsfähigere und ertragreichere Sorten zu erzielen, so daß Mendels Werk große volkswirtschaftliche Konsequenzen bereits ergeben hat und in Zukunft ergeben wird. — Dozent Dr. A.



Brožek von der čechischen Universität in Prag gab sodann einen gedrängten Ueberblick über die Resultate seiner bereits elf Jahre währenden Kreuzungsversuche mit der Gauklerblume (Mimulus). Im Laufe seiner Arbeit ist es Brožek nicht nur gelungen, alle bekannten Gesetzmäßigkeiten bei seinem Versuchsobjekt wiederzufinden, sondern auch eine ganze Reihe typischer „reiner Linien“ herauszuzüchten, die konstante Charaktere in der Zeichnung der Blüte und in andern morphologischen Eigenschaften aufweisen. Die charakteristischen Merkmale dieser reinen Linien, durch deren Kombinationen alle bekannten Varietäten der Gauklerblume zu erklären sind, führt Brožek in ausgezeichneten Lichtbildern vor. Nicht nur für die Züchtung neuer Blumenformen, sondern auch für die theoretische Begründung der Evolutionslehre sind Brožeks Ergebnisse von Bedeutung. —

Während ein Teil der Gäste den Vorträgen beiwohnte, begab sich eine zweite Partie in die unter der Leitung der Herren Dr. Chmelař und Dr. Kyas stehende landwirtschaftliche Versuchsstation, in der auch mendelistisch gearbeitet wird. Die mustergültigen Einrichtungen dieser in letzter Zeit ausgestalteten Versuchsstation wurden von den internationalen Gästen, die sie mit größtem Interesse besichtigten, lobend anerkannt. — Eine dritte Partie endlich wurde von dem Kustos des Landes-Museums Dr. Absolon zu der berühmten Sammlung diluvialer Tierskelette und prähistorischer Artefakte geführt, die zum größten Teil von dem Fundort Předměst bei Prerau stammt, und die, wenn sie einmal komplett aufgestellt sein wird, in unserem Brünner Museum eine internationale Sehenswürdigkeit ersten Ranges bilden wird. —

Inzwischen war der Abend angebrochen. Die gemeinsame Festvorstellung der deutschen und der čechischen Opernbühne im Stadttheater mag unsern Gästen als respektable künstlerische Leistung erschienen sein — uns, die wir, wie Mendel, in dieser Stadt zuhause sind, uns war sie mehr. Was man bis dahin in unserem Lande, in dem der nationalistische Wahn zwei tüchtige Völker zu Todfeinden gemacht hat, für eine bare Unmöglichkeit gehalten hätte, was, als der Schreiber dieser Zeilen anderen von seinem Plane berichtete, als phantastische Utopie verlacht worden war — das war zur realen Tatsache und damit zugleich zu dem größten kulturellen Gewinn geworden, den die Mendelfeier für Mendels Heimat hatte bringen können. „Gregor Mendel zu ehren“, so schrieb der Kritiker des deutschen „Tagesbote“ — „ehrten

wir zugleich uns selbst. Es war eine Festfeier unserer kulturellen Gemeinschaft, die — zum erstenmal seit Menschengedenken — Deutsche und Čechen unserer Stadt zu brüderlichem Weihenopfer entbot. Ein historischer Augenblick, wenn wir die Zeichen recht verstehen.“ — Und in einem „My a Němci“ („Wir und die Deutschen“) betitelten Leitartikel in den „Lidové Noviny“, der gelesensten čechischen Tageszeitung, schreibt der čechische Künstler und Politiker Hochschulprofessor Weyr: „V Brně děje se něco, co bylo by těžko myslitelno za vlády starého Rakouska: Češi a Němci společně oslavují památku slavného Mendla. V Městském divadle pořádají oba národy mezinárodnímu obecnstvu společné slavnostní představení, na kterém uslyší nejčestější a nejněmečtější hudbu: Bedřicha Smetanu a Richarda Wagnera. Myslím, že tato událost je pro náš stát významnější a radostnější, než sebe aktivnější obchodní bilance a jiné hospodářské prospěchy, o kterých bychom se snad dověděli. Znamená to totiž pro nás, pro Čechy a pro Němce, aktivní bilanci kulturní, které nám není méně třeba, než obchodní.“ („In Brünn ereignet sich etwas, was zu Zeiten der alten österreichischen Regierung schwer denkbar gewesen wäre. Im Stadttheater veranstalten beide Nationen für das internationale Publikum eine gemeinsame Festvorstellung, in der man urtschechische und urdeutsche Musik hören wird: Friedrich Smetana und Richard Wagner. Ich glaube, daß dieses Ereignis für unsern Staat auszeichnender und erfreulicher ist als die aktivste Handelsbilanz und andere wirtschaftliche Erfolge, von denen wir vielleicht erfahren. Es bedeutet für uns, für Čechen und für Deutsche, eine aktive Kulturbilanz, die uns nicht minder nottut als die wirtschaftliche Aktivität.“)

Es war das große Verdienst der Direktoren Štech vom čechischen und Höllering vom deutschen Theater, daß sie die Anregung zu gemeinsamer künstlerischer Arbeit freudig aufgriffen und, trotz aller Gegenkräfte, durch die harmonische und durch keinen Mißton gestörte Festvorstellung den Skeptikern und Cynikern bewiesen haben, daß es sogar in unserer haßerfüllten Zeit Mächte gibt, die imstande sind, einen Abbau des Hasses, wenn nicht durchzuführen, so doch anzubahnen. So wurde ein Beispiel gegeben, daß wir nicht vergessen wollen. —

Das festlich beleuchtete Theater war bis auf den letzten Platz gefüllt. Die Gäste aus der weiten Welt, Gelehrte aller Nationen, und die deutsche und čechische Bevölkerung unserer

Stadt — hier waren alle in freudiger, gehobener Stimmung vereint, die Kunstfreunde im Zuschauerraume wie die Künstler auf der Bühne. Als die wehevollen Klänge des Meistersingervorspiels durch das Haus rauschten, da ging es wie eine herrliche Ahnung durch alle die Menschenherzen, eine Ahnung, daß es möglich sei, durch eigene Kraft sich über den Haß und Streit unserer Tage emporzuheben in die reinen Höhen der Menschlichkeit. Und als im bunten Getümmel der Festwiese der Ruf erklang „Ehret eure deutschen Meister“! — da stimmten alle zu, die zur Ehrung eines deutschen Meisters versammelt waren, alle Deutsche, Čechen und alle die anderen. Und als dann Meister Smetanas lebensdurchpulste Melodien erklangen, als in farbenfrohen Trachten das prächtige Ballett des čechischen Theaters nationale Volkstänze in hinreißendem Rhythmus vorführte, da war wohl auch nicht ein Deutscher im Theater, der sich nicht auch an čechischer Art gefreut hätte — wenn sie auch anders war als die eigene. Und, wenn auch dumpf und halb unbewußt, dämmerte in vielen, die bis dahin nur gute Hasser gewesen waren, die Ahnung, daß wir nur unsere Herzen öffnen müssen, um uns an fremder Eigenart so freuen zu können, wie wir uns an der Mannigfaltigkeit der Blüten freuen und an der Buntheit der Vögel und Schmetterlinge. —

Für den nächsten Tag, Sonntag den 24. September, war ein Ausflug in den mährischen Karst geplant, an dem die meisten Gäste sich beteiligten. Herr Dr. K. Absolon hatte sich um das Arrangement der Exkursion bemüht. In mehreren Privatautos und zwei großen Autobussen fahren ungefähr 70 Personen über Wranau, Katharein nach Blansko und zum Punkwaausfluß. Hier wurden zuerst auf Kähnen die neuentdeckten Masarykhöhlen mit ihren blendend weißen pittoresken Tropfsteinformen besichtigt. In zwei Partien, von denen die eine vom Entdecker der Höhlen, Dr. Absolon, die andere vom Schreiber dieser Zeilen geführt wurde, erfolgte dann der Aufstieg zu den seit 1908 bekannten Punkwahöhlen, welche die oberen Etagen der Masarykwasserhöhlen darstellen. Durch lange Gänge und mächtige Dome, wo im Glanze des elektrischen Lichtes weiße Tropfsteine glitzern, gelangt man nach einer halben Stunde auf den Grund des weltberühmten, mehr als 130 m tiefen, Erdsturzes, der Mazocha. Dort bildet die Punkwa zwei grüne Seen, auf den jähren Wänden des Mazochasturzes grünt üppiges

Strauchwerk und hoch oben leuchtet der blaue Himmel — es ist ein Bild, an das man nicht vergißt.

Da die meisten Gäste noch am selben Abend in Wien sein wollten, mußte schon vor 11 Uhr die Rückfahrt angetreten werden. Um 12 Uhr fuhr die Gesellschaft in zwei reservierten Waggons von Blansko aus mit dem Schnellzug nach Brünn. Dort stiegen alle diejenigen ein, die die Exkursion nicht mitgemacht hatten, und nach herzlichem Abschied von den Brünnener Gastgebern, die ihre Gäste auf den Bahnhof begleitet hatten, rollte der Zug nach Süden. Alle Teilnehmer an der Feier, die fortfahren und die hier blieben, haben an die Septembertage des Jahres 1922 eine ungetrübt schöne Erinnerung behalten. Das haben dem Schreiber dieser Zeilen nicht nur die vielen Dankschreiben bewiesen, die er aus aller Welt erhalten hat, sondern auch die liebenswürdig-gastliche Aufnahme, die er ein halbes Jahr später bei den holländischen Gästen gefunden hat, als er der Einladung der „Vereeniging tot bevordering van Wetenschappelijke Teelt“ gefolgt war, in den holländischen Universitätsstädten Vorträge über „Gregor Mendels Leben und Werk“ zu halten. Von hier, von der Heimat de Vries' und Lotsy's aus, hat ja der Mendelismus seinen Siegeszug begonnen und der relative Anteil des kleinen Holland an den Ergebnissen mendelistischer Forschung ist ein erstaunlich großer. Seinen holländischen Gastgebern, den Herren Lotsy und Tjebbes, Verschaffelt, Kujper, Went, Goethart, Schoute und Sirks, ist der Autor wie für ihre Gastfreundschaft so auch dafür dankbar, daß sie es ihm ermöglichten, die Leistungen der holländischen praktischen und theoretischen Mendelforschung an Ort und Stelle kennen zu lernen. —

Die zweite Jahresversammlung der deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft, die im Anschluß an die Brünnener Mendelfeier in der Zeit vom 25. bis 27. September in Wien stattfand, nahm gleichfalls einen schönen Verlauf. Den internationalen Charakter hatte sie wohl zum Teil der vorausgegangenen Brünnener Mendelfeier zu danken. Die zahlreichen Vorträge, die auf dieser Tagung gehalten wurden, waren fast ausnahmslos der Ausgestaltung von Mendels Werk gewidmet. — Einen Monat später (19. Oktober) fand in Prag die von der Tschechoslowakischen Eugenetischen Gesellschaft veranstaltete Mendelfeier statt, welcher der Autor als Delegierter der deutschen Gesellschaft für Wissenschaft und Kunst und des Naturforschenden Vereines

anwohnte. An Vorträge der Herren Professoren Haškovec, Růžicka und Němec, die Mendels Werk und seine moderne Ausgestaltung behandelten, schlossen sich die Ansprachen der Delegierten der Behörden und der wissenschaftlichen Korporationen. Auch diese von der tschechischen Gelehrtenwelt veranstaltete Mendelfeier ist würdig und erhebend verlaufen und hat bei allen, auch bei den diesem Forschungsgebiete fernstehenden Teilnehmern den Eindruck der gewaltigen Bedeutung und Ausdehnung der mendelistischen Wissenschaft gefestigt.

Als letzte dauernde Erinnerung an den hundertsten Geburtstag Mendels war die Herausgabe eines Mendelfestbandes geplant. Verzögerungen in den Einsendung einzelner Beiträge und Druckschwierigkeiten haben es mit sich gebracht, daß wir diesen Mendelfestband erst heute der Öffentlichkeit übergeben können. Daß der Festband überhaupt erscheinen kann, das hat einerseits die Unterstützung durch die Spenden des Auslands, von denen nur ein kleiner Teil für die Feier selbst, der größte zur Bestreitung der Druckkosten verwendet wurde, andererseits aber die Förderung durch das Ministerium für Schulwesen und Volkskultur in Prag ermöglicht, welches, wie es die Feier selbst unterstützte, so auch für die Kosten des Festbandes Subventionierung zugesagt hat. Die Abrechnung über die Feier und über den Festband wurde dem Ministerium zur Prüfung und Genehmigung übermittelt. Für die tatkräftige Förderung der Mendelfeier und der Herausgabe des Mendelfestbandes sei wie den ausländischen Spendern so vor allem auch dem Ministerium für Schulwesen und Volkskultur in Prag der Dank ausgesprochen.

Um keine nationale Empfindlichkeit zu verletzen ist der redaktionelle Teil unseres Festbandes in lateinischer Sprache abgefaßt worden. Die Abhandlungen wurden in der Sprache gedruckt, in der sie dem Redakteur vom Autor übermittelt wurden. So ist der Mendelfestband, sind die „Studia Mendeliana“ zu einem erfreulichen Dokument internationaler Zusammenarbeit geworden, zu einem dauernden Denkmal für unsern großen heimischen Forscher Gregor Mendel.

---

# Index scriptorum.

	Pag.
<b>Babcock E. B.</b> , Collins J. L. and Mann Margaret (University of California, U. S. A.) — „Progress in Crepis Investigations“	5
<b>Bateson W.</b> (Merton Surrey, Britannia) — „Note on the nature of plant-chimaeras“	9
<b>Brožek A.</b> (Praba, Czechoslovakia) — „Přispěvek ku biologii a genetice plnokvětých rostlin“	13
<b>Frets G. P.</b> (Rotterdam, Hollandia) — „Mendelismus und Medizin“	60
<b>Goldschmidt R.</b> (Berlin, Germania) — „Über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere“	65
<b>Haecker V.</b> (Halle, Germania) — „Einige Aufgaben der Phaenogenetik“	78
<b>Hagedoorn A. C. and A. L.</b> (Hollandia) — „Twenty years of Genetics“	92
<b>Ikeno S.</b> (Tokyo, Japonia) — „Über einige Kreuzungsversuche bei den Rhododendron-Sippen“	104
<b>Kříženecký J.</b> (Brno, Czechoslovakia) — „Ueber die Inzucht in den Populationen“	112
<b>Lotsy J. P.</b> (Velp, Hollandia) — „Die Bedeutung Mendels für die Deszendenzlehre“	149
<b>Mol de W. E.</b> (Amsterdam, Hollandia) — „Über die Veredlung der holländischen Varietäten von Hyacinthus orientalis L. und über einige Ergebnisse der Selbstbestäubung und Kreuzbestäubung bei diploiden und heteroploiden Formen dieser Pflanzenart“	161
<b>Němec B.</b> (Praha, Czechoslovakia) — „O potomstvu pražských samičích jehlančových topolů“	169
<b>Przibram H.</b> (Wien, Austria) — „Artwandlung und Arterhaltung“	175
<b>Punnett R. C.</b> (Cambridge, Britannia) — „Note on the Genetics of the African Marigold (Tagetes erectus)“	187
<b>Tjebbes K.</b> (Huizen, Hollandia) — „Die Existenzmöglichkeit des Kommunismus“	192
<b>Zeleny Ch.</b> (Urbana, U. S. A.) — „An expression for the value of a hereditary factor in terms of an environmental equivalent“	201
<b>Hartmann M.</b> (Berlin, Germania) — „Über sexuelle Differenzierung und relative Sexualität“	203
<b>Úlehla V.</b> (Brno, Czechoslovakia) — „Jak působí vodíkové ionty na některé nižší rostliny“	229
<b>Erdmann Rh.</b> (Berlin, Germania) — „Einige Gedanken über das Individual-Differenzial“	254
<b>Mohr O. L.</b> (Christiania, Norgia) „Modifikations of the sex-ratio“	266
<b>Witschi</b> (Basel, Helvetia) — „Über bestimmt gerichtete Variation von Erbfaktoren“	288
<b>Prell H.</b> (Tharandt, Germania) — „Der Mendelismus als Lehre von der idionomen Merkmalswiederkehr“	316
<b>Lo Priore</b> (Modena, Italia) „Omo- e antitropia nella formazione di radici laterali“	364
<b>Ilitis H.</b> (Brünn, Czechoslovakia) — „Die Mendel-Jahrhundertfeier in Brünn“	389